

# Odontologie der Nashornverwandten (Rhinocerotidae) aus dem Miozän (MN 5) von Sandelzhausen (Bayern)\*

Von  
KIRSTEN PETER

„A clear conception of phylogeny is an essential preliminary to taxonomy; the nomenclature of rhinoceroses is still, as my friend Schlosser expresses it, ‚ein wahres Elend‘; in no European or American museums are the rhinoceroses properly identified or catalogued.“

aus: H. E. OSBORN (1900): Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe. –  
Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 13: 230; New York.

## KURZFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit wurden isolierte Zähne und Kieferfragmente der drei Nashorn-Arten *Prosantorhinus germanicus* (WANG), *Plesiaceratherium fablbuschi* (HEISSIG) und *Lartetotherium sansaniense* (LARTET) aus Sandelzhausen (Bayern) erstmals umfassend dargestellt, d.h. ca. 1800 Einzelzähne den jeweiligen Zahnpositionen zugeordnet, systematisch bestimmt, vermessen, beschrieben, gezeichnet und die Variabilität – besonders der Backenzähne – erfaßt und durch Diagramme verdeutlicht. Bei den Backenzähnen von *Prosantorhinus germanicus* ist die Variabilität am M<sup>1</sup> und am M<sub>2</sub> am größten. Die Variabilität der Zähne von *Plesiaceratherium fablbuschi* ist insgesamt geringer als die von *Prosantorhinus*

*germanicus*. Die größte Variabilität ist am ersten unteren Backenzahn (P<sub>1</sub>) von *Plesiaceratherium fablbuschi* in Bezug auf die metrischen Merkmale zu verzeichnen.

Die Darstellung anhand von Zeichnungen, Beschreibungen, Fotos und mit Hilfe der Biometrie erlaubt vergleichende Untersuchungen mit bisher unveröffentlichtem und unbeschriebenem Material.

Die drei Nashorn-Arten wurden mit verwandten Formen von anderen mitteleuropäischen miozänen Fundstellen verglichen, wobei sich zeigte, daß es sich in Sandelzhausen um kleinere, aber selbstständige Arten handelt.

## SUMMARY

In the present work the numerous material of single teeth and jaw fragments of the three rhinoceros species *Prosantorhinus germanicus* (WANG), *Plesiaceratherium fablbuschi* (HEISSIG) and *Lartetotherium sansaniense* (LARTET) from

Sandelzhausen (Bavaria) is first comprehensively represented, that means the approximately 1800 single teeth were divided to the different tooth-positions, systematically determined, measured, described, drawn and the variation – especially of

Dr. KIRSTEN PETER, Salzmannstr. 48, D-81739 München/Deutschland

\* Dissertation der Fakultät für Geowissenschaften der Ludwig-Maximilians-Universität München.

the cheek-teeth – was registered and shown by diagrams. Within the cheek-teeth of *Prosantorhinus germanicus* the biggest variability can be recognized by  $M^1$  and  $M_2$ . The variability of the cheekteeth of *Plesiaceratherium fablbuschi* is lower than that of *Prosantorhinus germanicus*. The biggest variability can be recognized by  $P_1$  of *Plesiaceratherium fablbuschi* concerning the measurable features.

The representation with drawings, descriptions, fotos and biometric methods allows other scientists to do comparative studies with so far unpublished and undetermined material.

Finally the three rhinoceros species were compared with related specimens of other European – usually contemporary – localities which led to the conclusion that Sandelzhausen represents smaller, but independent species.

## INHALT

1.	Einleitung .....	S. 5	3.2.3	Historischer Überblick zu <i>Plesiaceratherium</i>	
1.1	Die Fundstelle Sandelzhausen .....	S. 5		<i>fablbuschi</i> (HEISSIG, 1972) .....	S. 80
1.2	Überblick zu den Rhinocerotiden aus Sandelzhausen .....	S. 7	3.2.4	Obere Molaren .....	S. 80
1.3	Methodik .....	S. 8	3.2.5	Obere Prämolaren .....	S. 89
1.3.1	Das vorliegende Material .....	S. 8	3.2.6	Obere lakteale Prämolaren .....	S. 98
1.3.2	Vermessung und zeichnerische Darstellung		3.2.7	Obere Incisiven .....	S. 105
	der Objekte .....	S. 8	3.2.8	Untere Molaren .....	S. 105
1.3.3	Terminologie .....	S. 9	3.2.9	Untere Prämolaren .....	S. 110
1.3.4	Biometrische Untersuchungen .....	S. 10	3.2.10	Untere lakteale Prämolaren .....	S. 117
1.3.5	Untersuchte Kenngrößen der deskriptiven Statistik .....	S. 11	3.2.11	Untere Incisiven .....	S. 123
1.3.6	Untersuchte Kenngrößen der analytischen Statistik .....	S. 11	3.2.12	<i>Plesiaceratherium fablbuschi</i> an weiteren Fundstellen .....	S. 124
1.3.7	Abkürzungen von Institutionen .....	S. 12	3.2.13	Die Vergleichsarten von <i>Plesiaceratherium fablbuschi</i> .....	S. 126
				<i>Plesiaceratherium gracile</i> YOUNG, 1937 .....	S. 126
				<i>Plesiaceratherium miralleti</i> (CRUSAFONT, VILLALTA &	
2.	Überblick über die Zahnmorphologie der			TRUYOLS, 1955) .....	S. 129
	Sandelzhausener Rhinocerotiden .....	S. 12		<i>Plesiaceratherium platyodon</i> (MERMIER, 1895) .....	S. 134
2.1	Generelle Anmerkungen zu den Molaren .....	S. 12		<i>Plesiaceratherium lumarensis</i> (ANTUNES &	
2.2	Allgemeine Beschreibungen des Grundbauplans			GINSBURG, 1983) .....	S. 135
	der einzelnen Zahnpositionen .....	S. 13	3.2.14	Vergleiche mit weiteren Aceratherien-Gattungen .....	S. 136
2.2.1	Obere Molaren .....	S. 13		<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i> (LARTET, 1837) .....	S. 136
2.2.2	Obere Prämolaren .....	S. 14		<i>Aceratherium micistivum</i> KAUP, 1832 .....	S. 138
2.2.3	Obere lakteale Prämolaren .....	S. 15		<i>Alicornops smaragdensis</i> (LARTET, 1848) .....	S. 140
2.2.3	Obere Incisiven .....	S. 16	3.2.15	Auswertung der Diagramme der Vergleichs-	
2.2.4	Untere Molaren und Prämolaren .....	S. 16		fundstellen .....	S. 142
2.2.5	Untere lakteale Prämolaren .....	S. 17			
2.2.6	Untere Incisiven .....	S. 17			
3.	Systematischer Teil .....	S. 19	3.3	<i>Lartetotherium sansaniense</i> (LARTET, 1848) .....	S. 143
3.1	<i>Prosantorhinus germanicus</i> (WANG, 1928) .....	S. 19	3.3.1	Allgemeiner Überblick zur Gattung <i>Lartetotherium</i>	
3.1.1	Allgemeiner Überblick zur Gattung <i>Prosantorhinus</i>			GINSBURG, 1974 .....	S. 143
	HEISSIG, 1974 .....	S. 19	3.3.2	Allgemeiner Überblick zur Art <i>Lartetotherium</i>	
3.1.2	Allgemeiner Überblick zur Art <i>Prosantorhinus</i>			<i>sansaniense</i> (LARTET, 1848) .....	S. 143
	<i>germanicus</i> (WANG, 1928) .....	S. 19	3.3.3	Historischer Überblick zu <i>Lartetotherium</i>	
3.1.3	Historischer Überblick zu <i>Prosantorhinus germanicus</i>			<i>sansaniense</i> (LARTET, 1848) .....	S. 143
	(WANG, 1928) .....	S. 20	3.3.4	Obere Molaren .....	S. 146
3.1.4	Obere Molaren .....	S. 21	3.3.5	Obere Prämolaren .....	S. 148
3.1.5	Obere Prämolaren .....	S. 29	3.3.6	Obere lakteale Prämolaren .....	S. 149
3.1.6	Obere lakteale Prämolaren .....	S. 37	3.3.7	Obere Incisiven .....	S. 150
3.1.7	Obere Incisiven .....	S. 45	3.3.8	Untere Molaren .....	S. 152
3.1.8	Untere Molaren .....	S. 46	3.3.9	Untere Prämolaren .....	S. 153
3.1.9	Untere Prämolaren .....	S. 52	3.3.10	Untere lakteale Prämolaren .....	S. 154
3.1.10	Untere lakteale Prämolaren .....	S. 58	3.3.11	Untere Incisiven .....	S. 155
3.1.11	Untere Incisiven .....	S. 64	3.3.12	<i>Lartetotherium sansaniense</i> an weiteren Fundstellen .....	S. 155
3.1.12	<i>Prosantorhinus germanicus</i> an weiteren Fundstellen .....	S. 67	3.3.13	Weitere Arten im Vergleich mit <i>Lartetotherium</i>	
3.1.13	Die Vergleichsarten von <i>Prosantorhinus germanicus</i> .....	S. 69		<i>sansaniense</i> .....	S. 158
	<i>Prosantorhinus dowvillei</i> (OSBORN, 1900) .....	S. 69		„ <i>Dicerorhinus</i> “ <i>stemheimensis</i> (JAGIR, 1835) .....	S. 158
3.1.14	Auswertung der Diagramme der Vergleichs-			<i>Dihoplus schleiermacheri</i> (KAUP, 1832-1834) .....	S. 159
	fundstellen .....	S. 77	4.	Zur Ökologie der Sandelzhausener Rhinocerotiden .....	S. 163
3.2	<i>Plesiaceratherium fablbuschi</i> (HEISSIG, 1972) .....	S. 79		Dank .....	S. 165
3.2.1	Allgemeiner Überblick zur Gattung <i>Plesiaceratherium</i>		5.	Literatur .....	S. 165
	YOUNG, 1937 .....	S. 79			
3.2.2	Allgemeiner Überblick zur Art <i>Plesiaceratherium</i>				
	<i>fablbuschi</i> .....	S. 79			

# 1. EINLEITUNG

Anfang des 19. Jh. kamen durch Zufallsfunde und Grabungen die ersten Rhinocerotidenreste in Frankreich, Deutschland und Österreich zutage, die unter anderem von CUVIER (z. B. 1822), KAUP (1832, 1834, 1854), BLAINVILLE (1839-64), MILYER (1834), PETERS (1870), DUVERNOY (1853, 1855), LARTET (1848, 1851), FRAAS (1870), DEPIRET (1895a, b) und JÄGER (1835) bearbeitet, d. h. hauptsächlich beschrieben und abgebildet wurden; generische Zuordnungen fehlen oft, da zu wenig Vergleichsmaterial und auch noch zu geringe Kenntnisse über Rhinocerotiden vorlagen.

Zu Beginn des 20. Jh. beschäftigte sich OSBORN mit amerikanischen Rhinocerotiden, des Weiteren WANG (1928, 1929), ROGER (1898, 1900), ROMAN (1907, 1924) und MERMIER (1895, 1896a, b) mit europäischen Nashorn-Resten.

In den 40er bis 60er Jahren fühlte sich in der westlichen Welt niemand in der Lage, die inzwischen enorm angehäuften Massen von Rhinocerotidenresten in den Museen zu bearbeiten. Erst in den späten 60er und den 70er Jahren wurden die Rhinocerotiden durch die Untersuchungen von GUFRIN (1980), GINSBURG (z. B. 1967) und HEISSIG (z. B. 1969, 1972a, b) wieder in Erinnerung gerufen und neu bearbeitet.

Durch die Entdeckung der Fundstelle Sandelzhausen, eine der reichsten Wirbeltierfundstellen im Bereich der süddeutschen Molasse, konnten von 1969-75 sowie 1994-97 so viele Rhinocerotidenreste geborgen werden, daß eine detaillierte Auswertung des Zahnmaterials vorgenommen werden konnte, die Untersuchungen zur Variabilität an Backenzähnen von zwei Rhinocerotiden-Gattungen einschließt. Eine solche detaillierte Dokumentation liegt bisher von keiner vergleichbaren Wirbeltierfundstelle in Mitteleuropa – in Bezug auf Nashornzähne – vor.

Erste Bestimmungen und Beschreibungen des Zahn- und Knochenmaterials der drei Sandelzhausener Rhinocerotiden stammen von HEISSIG (1972b, 1984).

Durch das im Lauf der Jahre angehäuften Material war somit die Voraussetzung für eine detaillierte Beschreibung aller Zahnpositionen der verschiedenen Arten gegeben und es konnten Untersuchungen zur innerartlichen Variabilität bei *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fahlbuschi* vorgenommen werden. Da von *Lartetotherium sansaniense* zu wenige Zähne vorliegen, um statistische Untersuchungen vorzunehmen, wird die Art lediglich beschrieben, abgebildet und mit anderen Arten verglichen.

Die detaillierte Darstellung des Zahnmaterials der Sandelzhausener Rhinocerotiden erlaubt eine Verwendung in zukünftigen Vergleichen. Gegenstand der Untersuchung zur Variabilität sind die merkmalsreichen oberen juvenilen und adulten Backenzähne, ebenso die unteren, jedoch merkmalsärmeren juvenilen und adulten Prämolaren und Molaren. Zähne, deren Position und Gattungszugehörigkeit bisher unbekannt war, konnten durch neue Funde (z. B. Unterkiefer mit dI<sub>1</sub> in situ von *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fahlbuschi*) schließlich zugeordnet werden. Das Ziel der hier vorliegenden Arbeit ist:

- Bestimmung, Beschreibung und systematische Zuordnung der ca. 1800 isolierten Zähne und Kiefer
- Erfassung der natürlichen Variabilität der Zähne auf den verschiedenen Zahnpositionen innerhalb einer Art
- Darstellung der Unterscheidungskriterien der Zähne der drei Arten
- Vergleich mit verwandten Formen im europäischen Raum.

## 1.1 DIE FUNDSTELLE SANDELZHAUSEN

Die limno-fluviatile Fossilagerstätte Sandelzhausen liegt 70 km nördlich von München und 2 km SE von Mainburg (Gradabteilungsblatt 7336 Mainburg, r 44 85580, h 53 87700) am östlichen Ausgang der Ortschaft Sandelzhausen, ca. 200 m nördlich der Straße nach Landshut.

Zur Zeit der Entdeckung der Fundstelle im Jahr 1959 durch Prof. Dr. RICHARD DEHM (damaliger Direktor des Universitäts-Institutes und der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München) wurde dort noch der gelbbraune lockere Kies abgebaut.

Geologisch gehört die Lagerstätte zur OSM (Obere Süßwassermolasse), einer Fluß- und Seesedimentfolge aus Schottern, Kiesen und eingeschalteten Lagen feinkörniger Sedimente (Sande, Tone und Mergel), die im mittleren Miozän als Abtragungsschutt der aufsteigenden Alpen in deren Vorland zur Ablagerung kamen. Die geologischen Haupthorizonte wurden vom Liegenden zum Hangenden nach FAHLBUSCH & GALL (1970: 384-389) sowie FAHLBUSCH (1976: 256, 257) wie folgt unterteilt:

Liegendes (Vollschotter), von GREGOR (1969) als Nördlicher Vollschotter bezeichnet: fein- bis mittelkörniger Schotter mit bis zu faustgroßen Quarz-, Karbonat- und Kristallingeröllen mit hohem Anteil von sandigem Zwischenmittel.

Schicht A: basaler, fein- bis mittelkörniger Schotter mit bis zu faustgroßen Geröllen. Die Schotter sind durch ein tonig-mergeliges Bindemittel konglomeratartig verbacken; bezeichnend ist der hohe Tongehalt in Form von regellos eingestreuten oder partienweise angereicherten gelblich-weißlichen Kalkkonkretionen und die geringe oder teilweise völlig fehlende Sandkomponente.

Schicht B: Geröllmergel mit hohem Anteil von Kalkkonkretionen, um Niveau 70 abrupte Anteilsänderung. Der Gehalt an größeren Geröllen nimmt gegen das Hangende ab und steigt oberhalb von Niveau 70 wieder kontinuierlich an. Die Fossilreste (Vertebratenreste, Gastropoden) gehen nach einem kontinuierlich aufgebauten vorläufigen Höchstwert um Niveau 70 abrupt zurück und reichern sich dann wieder zum absoluten Maximum an. Auf Grund der Korngrößenanalyse im Niveau 70 cm muß nach FAHLBUSCH & GALL (1970) eine Schichtgrenze angenommen werden, die die Geröllmergelschicht B in eine obere und untere Abteilung trennt.

Untere Abteilung: olivgrüne Mergel mit wechselndem Ton- und relativ hohem Sandanteil; starke Geröllführung. Obere Abteilung: gelblich-grüne Mergel mit z. T. hohem Tongehalt;

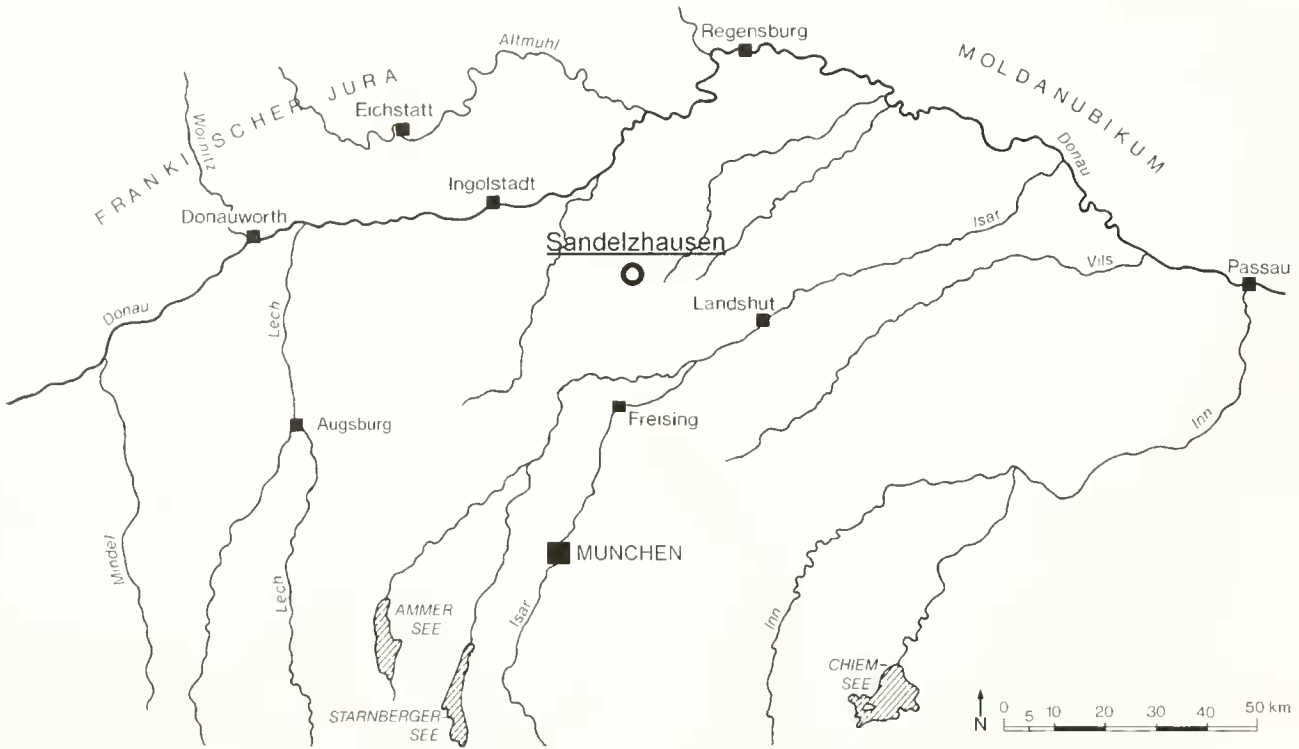


Abb. 1: Topographische Karte mit der Lage der Fundstelle Sandelzhausen.

Sandführung mäßig stark; Häufigkeit der Gerölle ist geringer als in den unteren Geröllmergeln.

Schicht C: die Kalkkonkretionsführung geht ganz zurück, die Fossilanreicherung steigt bis zum absoluten Maximum an, die Geröllführung ist deutlich geringer oder setzt sogar ganz aus. Im oberen Teil der Schicht C zum Hangenden hin sind dunkelbraungraue Mergel mit Anreicherung von Schnecken-schalen vorhanden. Der mittlere Bereich besteht aus dunkelgrauen bis schwarzen, teilweise rotbraunen Mergeln mit starker Anreicherung organischer Substanz. Diese sogenannte „Kohlelage“ ist 1-3 cm mächtig und besteht vorwiegend aus schlecht erhaltenen pflanzlichen Resten (Holzmulm). Der Mergel-, Sand- und besonders Geröllgehalt tritt in dieser Schicht deutlich zurück. Stellenweise angereicherte Fossilreste von Vertebraten und Gastropoden sind in diesem Horizont schlecht erhalten, d. h. die Knochen sind mürbe und häufig stark zersetzt, verdrückt und zusammengepreßt; Zahnreste sind besser in ihrer ursprünglichen Gestalt erhalten. Im unteren Bereich der Schicht C liegen graubraune bis dunkelbräunliche – in der Mitte graue – Mergel, zum Hangenden hin mit dunkelgrauen bis schwarzen, gelegentlich rotbraunen Partien. Dort reichert sich lagenweise Schnecken-schalenbruchschill an.

Schicht D ist zu erkennen an dem schluffigen hellbläulichgrünen Mergel, der gekennzeichnet ist durch geringere Geröll- und Fossilführung und einem wieder einsetzenden Maximum an Kalkkonkretionen; z. T. sind lagenweise kleine Süßwasserschnecken angereichert, Vertebratenreste sind selten zu finden.

Die bis zu 3 m mächtige Fundschicht ist ein in die darunter und darüberlagernden Kiese eingebettetes, tonig-mergeliges Band von grüngrauer Farbe, das sich deutlich von dem unter-

lagernden gelbbraunen Kies abhebt. Die Höhe der Fundschicht-Basis wurde mit einem Nivelliergerät bestimmt und in FAHLBUSCH & GALL (1970) mit 443,51 m über NN angegeben.

Im Laufe von mehreren systematischen Grabungen durch das Universitäts-Institut und die Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München in den 60er, 70er und 90er Jahren wurden umfangreiche Mengen von Fossilmaterial mit einer hohen Konzentration von Wirbeltierresten und einigen anderen Fossilgruppen geborgen, die dazu berechtigen, Sandelzhausen als eine der reichsten Wirbeltierfundstellen im Bereich der süddeutschen Molasse zu bezeichnen.

Das Floren- und im Besonderen das Faunenspektrum ist breit gefächert und weist nach FAHLBUSCH & GALL (1970) folgende Fossilgruppen auf: wenige Plantae und Ostracoden, zahlreiche, meist verdrückte Gastropoda, vereinzelt Lamelli-branchiata, wenige Pisces-, Amphibia-, Reptilia- und Avesreste sowie zahlreiche Mammaliagruppen: Insectivora, Chiroptera, Carnivora, Artiodactyla, Rodentia, Lagomorpha, Proboscidea und Perissodactyla. Sandelzhausen zeigt somit eine ungewöhnliche Fülle verschiedener Taxa, wobei mehrere durch eine repräsentative Individuenzahl gekennzeichnet sind. Den wichtigsten Faunenbestandteil stellen die Vertebraten dar, wobei die Mammalia zahlenmäßig weit überwiegen.

Sedimentologische und paläontologische Untersuchungen haben gezeigt, daß es sich bei der Fundstelle Sandelzhausen um einen besonderen Typ von Konzentratlagerstätte handelt, wobei die absolute Dauer der Konzentrationsvorgänge unbekannt ist (FAHLBUSCH 1976). Die Fossilreste sind nicht gleichmäßig in allen Schichten vertreten: nach FAHLBUSCH (1976) nimmt die absolute Größe der überlieferten Tiere sowie die

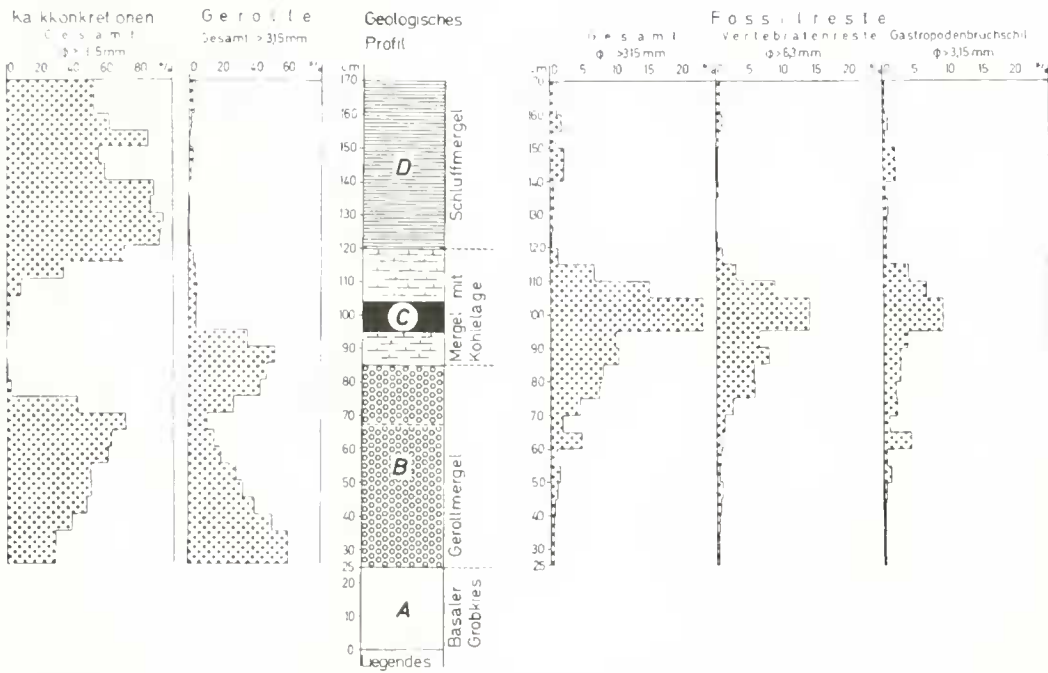


Abb. 2: Verteilung von Fossilien, Geröllen und Kalkkonkretionen im Profil Sandelzhausen (aus FAHLBUSCH, GALL & SCHMIDT-KITTLER, 1974).

Größe der erhaltenen Objekte vom Liegenden zum Hangenden ab: Proboscidea, Rhinocerotidae, Chalicotheriida, große Selenodontia, Equidae, Suidae, mittelgroße und kleine Selenodontia; Kleinsäugerreste finden sich im gesamten Profil. FAHLBUSCH (1976) deutet die Änderung der Faunenzusammensetzung in der Fundschicht als Ergebnis sich ändernder Transportenergien. Die fossilreichsten Lagen sind nach FAHLBUSCH & GALL (1970) die Schichten B und C, wobei die Wirbeltiergruppen unterschiedlich häufig in den einzelnen Schichten auftreten: Mastodonreste sind vor allem aus Schicht A bekannt, Rhinocerotidae aus den Schichten A-C (häufig in B).

Messungen von HEROLD & IBRAHIM (1972) zeigen, daß die Knochenreste regellos in allen Streichrichtungen im Sediment verteilt liegen. Die Autoren führen dies entweder auf fleisch- oder aasfressende Tiere zurück, die die Knochen an den Einbettungsort verschleppt haben oder auf verschiedenartige Transportbedingungen und Strömungsverhältnisse, unter denen die Faunenreste abgelagert wurden.

Die Vertebratenreste liegen größtenteils vor als: isolierte, meist fragmentäre, selten komplette Skelettelemente wie Knochen, Unter- und Oberkiefer mit und ohne Bezeichnung, vollständige Schädel, selten zusammengehörige Einzelzähne und sehr viele Bruchstücke – vollständige Skelette fehlen. Nach FAHLBUSCH & LIEBREICH (1996: 11) müssen die Objekte bereits in isoliertem und oft beschädigtem Zustand in das Sediment gelangt sein. Des Weiteren wurde beobachtet, daß einige Objekte erst kurz vor der endgültigen Einbettung zerbrochen und über den Bereich von bis zu einigen Metern verteilt worden sein müssen.

Die Erhaltung der Fossilien ist sehr unterschiedlich in den einzelnen Schichten: Nach FAHLBUSCH & GALL (1970) zeigen die Zähne und Knochenreste in den Schichten A, B und D vorwiegend körperliche Erhaltung, wobei die Objekte oft zer-

brochen und von Sprüngen und Rissen durchzogen sind. Starke Verdrückung kennzeichnet die Fossilreste – mit Ausnahme der Zähne – in Schicht C; in der Kohlelage sind die Knochenreste stark zersetzt, mürbe und somit oft zusammengedrückt. Die teilweise gut erhaltenen Fossilreste in Schicht B benötigen meist keine besondere präparative Behandlung, wohingegen zerbrochene und zerdrückte Objekte nur mit Hilfe von Härter und Schutzgips geborgen werden können.

Nach neuesten Untersuchungen (FAHLBUSCH & LIEBREICH 1996) werden die Geröllmergel nochmals unterteilt in untere Geröllmergel = Schichten A-C, und obere Geröllmergel = Schichten C<sub>1</sub>-E. Verkieselte Reste aus den oberen Geröllmergeln sind besonders hart und widerstandsfähig und somit gut erhalten.

Zu Genese und Ökologie der Fundstelle, die bis heute nicht eindeutig geklärt sind, äußern sich FAHLBUSCH, GALL & SCHMIDT-KITTLER (1974: 126) sowie FAHLBUSCH (1976: 260, 261). Nach neuesten Untersuchungen (HEISSIG 1997) muß Sandelzhausen anhand der Kleinsäuger in den mittleren Teil der Säugetiereinheit MN 5 gestellt werden; ihr absolutes Alter beträgt mindestens 15,4 Mio Jahre (MN = Mammals Neogene, biochronologische Zonierung des kontinentalen Jungtertiärs Europas und des westlichen Asiens anhand von Säugetieren; nach LINDSAY et al. 1989).

## 1.2 ÜBERBLICK ZU DEN RHINOCEROTIDEN AUS SANDELZHAUSEN

Die Nashörner sind in der OSM Süddeutschlands nach den Elefanten die größten Säuger und bilden mit 7 Arten, die zu mindestens 6 Gattungen gehören, eine breite Basis für ihre stratigraphische Verwendung. HEISSIG (1984: 63) weist daraufhin, daß die Verwendung der Rhinocerotiden für stratigraphische

Zwecke jedoch wegen der Bestimmungsschwierigkeiten und des Fehlens einer deutlichen Größenzunahme innerhalb einzelner Entwicklungslinien stark eingeschränkt ist.

Die Rhinocerotiden sind unter den Großsäugern in Sandelzhausen die weitaus häufigste Gruppe und gehören drei Gattungen mit jeweils einer Art an.

*Prosantorhinus germanicus* (Tribus Teleoceratini) ist die häufigste und kleinste Form und zeichnet sich durch einen plumpen Körperbau aus. Die Art besaß ein relativ starkes Horn, sowie kräftige obere und untere Incisiven (besonders bei den Männchen). An den Incisiven ist bei dieser Art der stärkste Geschlechtsdimorphismus unter den drei Arten zu beobachten.

*Plesiaceratherium fablbuschi* (Tribus Aceratherini) ist fast ebenso häufig, mittelgroß, schlank und hornlos. Die Tendenz in der Entwicklung dieser Gruppe führt zu einer Reduktion der oberen Incisiven; ein Geschlechtsdimorphismus ist nur an den unteren Incisiven stark ausgeprägt.

Die größte Art, *Lartetotherium sansaniense* (Tribus Rhinocerotini), ist zwar ein sehr typischer, jedoch der primitivste Vertreter dieser Gruppe und kommt gegenüber den anderen Sandelzhausener Rhinocerotiden relativ selten vor. Der Zahnbau ist so einfach, daß laut HEISSIG (1984) auch die ursprünglichste der rezenten Formen, *Dicerorhinus sumatrensis*, von diesem Typ abgeleitet werden kann. Der Typusschädel von Sansan besitzt ein frontales und ein nasales Horn, die Schädel aus Sandelzhausen lediglich ein nasales Horn.

### 1.3 METHODIK

#### 1.3.1 Das vorliegende Material

Die Nashornzähne und -kiefer aus Sandelzhausen wurden seit den Grabungen in den 60er und 70er Jahren ebenso wie die Relikte der jüngsten Geländearbeiten von 1994-97 kontinuierlich von den Mitarbeitern der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie präpariert, mußten jedoch von der Autorin zunächst inventarisiert werden, da das Material nur mit Grabungsnummern oder gelegentlich mit alten Sammlungsnummern versehen war. Insgesamt wurden 1800 Einzelzähne und Kiefer inventarisiert, die Zahnpositionen bestimmt und die Reste systematisch eingeordnet. In die Bearbeitung gingen vorwiegend die zahlreichen Relikte der Grabungen in den 60er und 70er Jahren sowie auch Fundstücke von 1994/95 ein; von den jüngsten Geländearbeiten 1996 und 1997 wurden nur die besten bzw. bisher noch nicht belegte oder bisher zahlenmäßig unterrepräsentierte Objekte berücksichtigt. Die ungeheure Fülle des Nashornmaterials umfaßt insgesamt:

*Prosantorhinus germanicus*: 5 Schädel (davon zwei juvenile), zwei Unterkiefer mit beiden Ästen (davon ein juveniler), sehr viele mehr oder weniger vollständige Unter- und Oberkiefer-Bruchstücke adulter und juveniler Tiere, sehr viele isolierte Zähne aller Zahnpositionen (auch Milchzähne), ein juveniler Unterkiefer mit  $dI_2$  in situ.

*Plesiaceratherium fablbuschi*: ein Schädel, zwei Unterkiefer (davon einer vollständig bezahnt), viele Ober- und Unterkie-

fer-Bruchstücke adulter und juveniler Tiere, viele Einzelzähne aller Zahnpositionen (auch Milchzähne), ein juveniler Unterkiefer mit  $dI_2$ .

*Lartetotherium sansaniense*: drei Schädel, vier Unterkiefer-Hälften ohne  $I_2$ , wenige Einzelzähne – es sind jedoch alle Zahnpositionen belegt – Milchzahngebisse fehlen, einige isolierte Milchzähne sind vorhanden; Skelette fehlen von allen drei Arten.

Aus zeitlichen Gründen konnten in die Bearbeitung „nur“ ca. 1800 isoliert vorliegende Zähne eingehen. Das gesamte Nashorn-Material von der Fundstelle Sandelzhausen wird in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie in München unter der Inventarnummer BSP 1959 II aufbewahrt.

#### 1.3.2 Vermessung und zeichnerische Darstellung der Objekte

An den Einzelzähnen wurden hauptsächlich Messungen bezüglich der Länge und Maximal-Breite mit einer Schublehre der Marke INOX vorgenommen. Eine Höhenmessung konnte nur an einigen Zähnen durchgeführt werden, da nur wenige ganz frische Zähne zur Verfügung standen. Die geringe Anzahl dieser Höhenmeßwerte wurde bei den statistischen Untersuchungen nicht berücksichtigt.

Bei den unterschiedlich ausgeprägten männlichen und weiblichen Incisiven der drei Gattungen wurde der größte und kleinste Durchmesser der Wurzel (bei unteren Incisiven) bzw. die Länge und Breite der Wurzel (bei oberen Incisiven) gemessen. Des Weiteren konnten spezielle artliche Ausprägungen wie z. B. die Höhe des Inneneingulums bei *Plesiaceratherium* an den oberen Prämolaren metrisch erfaßt werden. Die Meßfehler, die beim Ablesen der Meßwerte auftraten, liegen bei ca. 0,05 mm; die Maße einzelner Zähne werden auf 1 mm bzw. auf 0,5 mm genau angegeben. Die Länge aller Backenzähne wird an der Außenwand parallel zur Innenseite gemessen, die Breite senkrecht dazu. Wo genau die verschiedenen Meßwerte an den Zähnen abgenommen wurden, ist nachfolgend durch Zeichnungen verdeutlicht (Abb. 3-6).

Die Umriß-Zeichnungen der merkmalsreicheren oberen Prämolaren, Molaren und der Milchzähne der Gattungen *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fablbuschi*

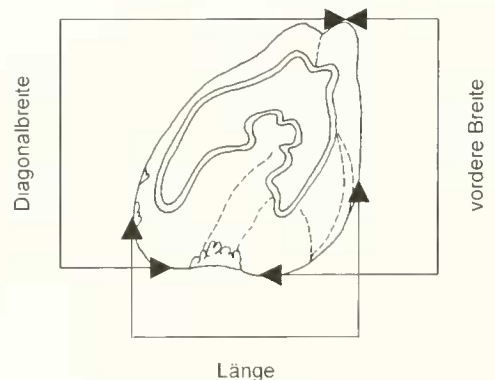


Abb. 3: Definition der Meßstrecken am oberen  $M^1$  dex (okklusale Ansicht).

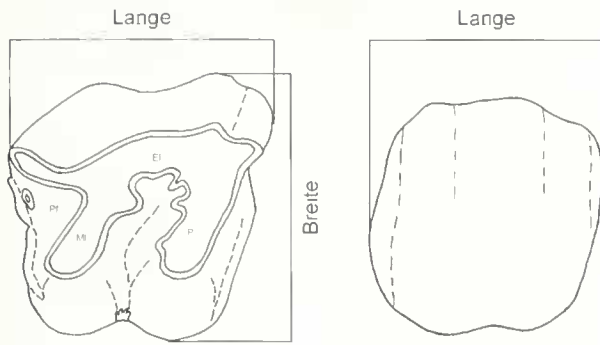


Abb. 4: Definition der Meßstrecken für die oberen Backenzähne  $M^2 - P^2$ , gezeigt an einem  $M^2$  dex (linke Abbildung von okkusal, rechte von labial); E1 = Ectoloph, P1 = Protoloph, M1 = Metaloph, Pf = Postfossette.

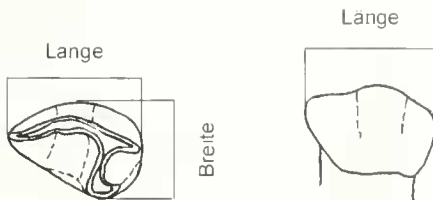


Abb. 5: Definition der Meßstrecken am oberen Pramolare  $P^1$  sin (links okklusale Ansicht, rechts labiale Ansicht).

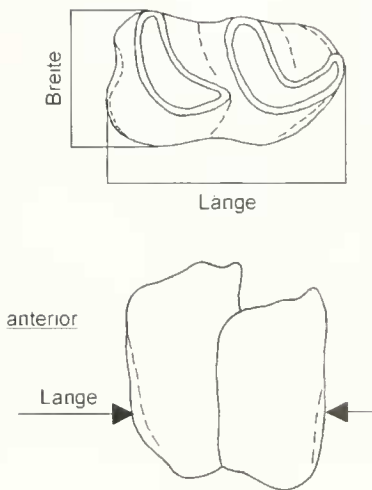


Abb. 6: Definition der Meßstrecken am unteren  $M^3$ , gültig für  $M^3 - P^3$  (linke Abb. dex, okklusale Ansicht; rechte Abb. sin, labiale Ansicht).

sowie der Incisiven aller Gattungen wurden mit Hilfe eines Dioptographs der Firma Siber Hegner (Zürich) im Maßstab 1:1 angefertigt. In die Umrisszeichnungen wurden dann die morphologischen Merkmale eines jeden Zahnes mit Bleistift – unter Berücksichtigung eines Lichteinfalls von links oben – eingezeichnet. Dargestellt wurden größtenteils Abkauerreihen von oberen Prämolaren, Molaren und Milchzähnen, um die Veränderungen an den Zähnen vom frischen zum stark abgekauten Zahn zu verdeutlichen.

Die Tusche-Schemazeichnungen in und unter den Tabellen entsprechen – sofern nicht extra angegeben – nicht dem Maßstab 1:1. Alle Bleistift-, Tusche- und Schemazeichnungen wurden von der Autorin selbst angefertigt und zur Reproduktion eingescannt. Die merkmalsärmeren unteren Molaren, Prämolaren, Milchzähne und Incisiven der Gattungen *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fablbuschi* wurden fotografisch festgehalten. Von den zahlenmäßig weniger gut repräsentierten Zahnresten der Art *Lartetotherium sansaniense* wurden die einzelnen Zahnpositionen nur fotografisch erfaßt.

### 1.3.3 Terminologie

Um die verschiedenen Zahnpositionen mit den einzelnen Zahnkronenelementen beschreiben zu können, bedarf es einer Benennung dieser Elemente. In der Literatur hat sich allgemein die Terminologie von COPE (1887) und OSBORN (1888b, 1898) durchgesetzt; in den letzten 150 Jahren haben sich jedoch einige Autoren mit der Benennung der Zahnkronenelemente bei Rhinocerotiden beschäftigt:

COPE diskutiert in seinen zahlreichen Veröffentlichungen (u.a. 1887) Ursprung und Weiterentwicklung des trituberculären Backenzahn-Typs bei Säugetieren im Mesozoikum.

OSBORN (1888) beschreibt ebenfalls die Entwicklung des Säugetiermolaren zum und vom trituberculären Typus, der aus drei Höckern besteht, die ein primitives Dreieck bilden, wobei obere und untere Molaren alternieren. Diese drei Höcker (Protocon-id, Paracon-id, Metacon-id) stellen laut OSBORN (1888: 1072) die Grundlage für den größten Teil der rezenten Backenzahntypen dar, die sich durch Hinzufügen, Umwandlung und Reduktion von Höckern und Sekundärelementen aus dieser ursprünglichen Form gebildet haben. Werden an den oberen und unteren Backenzähnen weitere sekundäre Höcker hinzugefügt (Hypoconus, Hypoconid), entsteht aus dem triangulären ein quadrangulärer Zahn (OSBORN 1888: 1076).

Da obere Molaren und Prämolaren sowie untere Molaren und Prämolaren einen einheitlichen Grundbauplan besitzen, werden sie mit denselben terminologischen Bezeichnungen versehen. Prämolaren stellen zwar eine primitivere Entwicklungsstufe dar, werden aber im Laufe der Evolution immer mehr den Molaren angeglichen (Molarisierung).

SCOTT (1892: 417) schlägt eine gesonderte Benennung für die Kronenelemente der Prämolaren im Oberkiefer und Unterkiefer vor, die jedoch in der heutigen Literatur nicht angewandt wird.

OSBORN (1898: 104) stellt seine terminologischen Bezeichnungen denen früherer Autoren gegenüber. Er übernimmt von CUVIER (1836) nur die Ausdrücke „Crochet“ und „Fossette“ und bezeichnet fortan „Bourrelet“ als „Cingulum“. Wie sich die einzelnen Zahnelemente vom Oligozän bis Pleistozän verändern zeigt OSBORN (1898: 109). Des Weiteren bildet er in seinem Werk Zeichnungen früherer Autoren ab, die die verschiedenen Benennungen der Zahnkronenelemente aufzeigen. Mit Präfossette bezeichnen OSBORN (1898: 110, 111; 1900: 232) und de BLAINVILLE (1846) die Grube, die zwischen Crista und Protoloph ausgebildet ist; bei HEISSIG (1969: 11; 1984: 73) kommt die Präfossette an der anterioren Zahnseite unterhalb des Parastyls zu liegen.

HEISSIG (1969: 10) bemerkt, daß OSBORN (1898) für Postfossette gelegentlich auch Postsinus schreibt und als Postfossette eine kleine sekundäre Grube bezeichnet, die durch die Verschmelzung von Crista und Antecrochet vom Medisinus abgeschnürt wird. Diese abgeschnürte interne Grube wird in der heutigen Literatur als Medifossette bezeichnet.

Das Antecrochet stellt für de BLAINVILLE (1846) und OSBORN (1898) eine kleine spitze Sekundärfalte dar, die dem Crochet an der posterioren Seite des Protolophs gegenübertritt. In der neueren Literatur wird dieses Sekundärelement von HEISSIG (1972: 9) als Crochetgegenfalte bezeichnet; das Antecrochet liegt als breit gerundeter Wulst an der postero-lingualen Seite des Protolophs lingual von der Crochetgegenfalte.

WOOD (1927: 46; 102, Abb. 32) beschreibt einen kleinen zusätzlichen Höcker (das Hypostyl), der hinter der Postfossette liegt und weit vom Cingulum getrennt ist. HEISSIG (1969: 11) bemerkt dazu, daß das Hypostyl der jungtertiären und quartären Rhinocerotiden keinen freien akzessorischen Höcker mehr darstellt, sondern mit dem Cingulum verschmolzen ist. Bei den oberen Molaren und Prämolaren aus Sandelzhausen ist kein freier Hypostyl-Höcker erkennbar, deshalb wird dieses Element auch nicht im Rahmen der Terminologie aufgeführt.

Nach Meinung von DIETRICH (1945: 55) ist die Bezeichnungweise der die Backenzähne aufbauenden morphologischen Elemente uneinheitlich und verworren. Neben den neueren Fachausdrücken sind griechische und lateinische im Gebrauch (Zusammenstellung bei TOLLA 1906, KAIKA 1913 oder HERMANN 1913). DIETRICH benutzt die Terminologie von COPE und OSBORN sowie Styl und Rippe für die Falten und Längswülste an der Außenwand; Quertal, Vorder-, Mittel- und Hintergrube für die Fossetten.

BUTLER (1952a, b) benutzt für die Beschreibung der Prämolaren noch den veralteten Ausdruck „Deuterocon“, aufgestellt von SCOTT (1892). Die von THINIUS & HOLER (1960, Abb. 6, S. 19 und besonders Abb. 7, S. 20) abgebildete Terminologie der Zahnhöcker entspricht mit den einzelnen Elementen und Abkürzungen der von COPE und OSBORN. VANDEBROEK (1961b: 230) rät, die von OSBORN (1888b) aufgestellte Nomenklatur für die Zahnelemente möglichst nicht zu benutzen, da sie bedeutungslos und verwirrend ist. VANDEBROEK stellt deshalb eine neue Nomenklatur vor (1961b: 230-233, 241-246, 284-285). HEISSIG (1969: 11, 12) führt die sich entsprechenden Zahnelemente von COPE-OSBORN und VANDEBROEK nebeneinander auf. Die Terminologie VANDEBROEKS findet jedoch in der heutigen Literatur keine Anwendung.

GUEFRIN (1980: 55, 56) beschränkt den Ausdruck Medifossette auf die vom Medisinus getrennte Grube, die sich bei der Verschmelzung von Crochet und Crista bildet. Als Präfossette bezeichnet er eine weitere Grube, die sich anterior von der Medifossette befindet und durch die Verschmelzung von „Antecrochet“ und Crista entsteht. Dies kommt besonders häufig bei oberen Milchzähnen vor; bei oberen Prämolaren und Molaren ist diese Verschmelzung selten. Bei dem von GUEFRIN (1980) und OSBORN (1900: 232, Abb. 1) als „Antecrochet“ bezeichneten Zahnelement handelt es sich jedoch um die schmale Crochet-Gegenfalte, die mit Crista und Crochet

verschmelzen kann. Das Antecrochet ist ein breit gerundeter Wulst, der an der postero-lingualen Seite des Protoconus liegt. Die laut HEISSIG (1969: 11; 1984: 73) antero-lingual vom Parastyl liegende Präfossette ist nach GUEFRIN (1980: 55) bei HEISSIG falsch eingezeichnet, wo sie nur eine Protolophfurche darstellt.

Die Definitionen bezüglich der Medifossette und Präfossette von GUEFRIN (1980: 55, 56) stimmen mit der von OSBORN (1900: 232, Abb. 1) überein; das von beiden Autoren als „Antecrochet“ bezeichnete Element wird heute als Crochetgegenfalte benannt.

Untere Prämolaren und Molaren sind uniform gebaut, die Molarisierung bei den Sandelzhausener Arten ist abgeschlossen, jedoch können im Rahmen der Variabilität noch ältere Strukturen auftreten. HEISSIG (1969: 12) schlägt für die umständliche Bezeichnung „vordere“ und „hintere“ Grube die Benennung Trigonidgrube und Talonidgrube vor.

Die Incisiven im Ober- und Unterkiefer sind von einfachem Kronenbau, einwurzelig und einspitzig mit einem gelegentlich auftretenden Cingulum. Lakteale Molaren sind im Ober- und Unterkiefer wie die adulten Backenzähne aufgebaut, nur ihre Sekundärfaltung zeigt ein komplizierteres Muster. Die Terminologie verschiedener Zahnpositionen wird in Kap. 2.3 und anhand von Zeichnungen (Abb. 59, 62, 69) verdeutlicht.

#### 1.3.4 Biometrische Untersuchungen

Die vorliegenden Stichproben von Nashornzähnen aus Sandelzhausen können – nach den bisherigen Erfahrungen mit Säugetierzähnen – als repräsentativ für die meisten Zahnpositionen von *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fablbuschi* angesehen werden; die dafür erforderlichen Stückzahlen werden bei *Lartetotherium sansamiense* nicht erreicht. Da die Grundgesamtheit nicht erhalten ist und daher nicht als Ganzes untersucht werden kann, sollten die zur Verfügung stehenden Stichproben deshalb einen verlässlichen Aufschluß über die Verhältnisse in der Grundgesamtheit geben und ein möglichst getreues Abbild der Grundgesamtheit „im Kleinen“ darstellen. Niemand kann jedoch die Zahl der zu einem bestimmten Zeitpunkt in Sandelzhausen lebenden Nashörner angeben, d. h. alle jemals in Sandelzhausen lebenden Nashörner stellen eine fiktive Grundgesamtheit dar, die nicht bestimmt werden kann. Anhand der bearbeiteten Stichproben mit bekannten Parametern kann jedoch die unbekannte Zusammensetzung der Grundgesamtheit zumindest ansatzweise erforscht werden.

Der Schluß von einer Stichprobe auf die zugehörige Grundgesamtheit ist mit einer gewissen Unsicherheit behaftet, die jedoch umso geringer ist, je größer die Stichprobe ist. Anhand von Schätzmethode unbekannter Größen kann der Grad der Unsicherheit in der schließenden Statistik bestimmt werden.

Die Aussagen über die bearbeiteten, quantitativ recht kleinen Stichproben anhand des Datenmaterials sind begrenzt und geben keinen Hinweis auf die Grundgesamtheit. Durch diese Stichproben ist zumindest belegt, welche Nashornarten mit welchen odontologischen Merkmalen und Variationen in Sandelzhausen lebten – die Gesamtpopulation bleibt jedoch



unbekannt. Die vorliegenden Stichproben wurden nach dem Zufallsprinzip gerade an diesen Stellen in Sandelzhausen entnommen und stellen einen Teil der unbekanntenen Grundgesamtheit dar.

Da die Nashornzähne metrische und morphologische Unterschiede aufweisen, liefern sie anhand der verschiedenen Merkmalsausprägungen reichliches Datenmaterial, das durch biometrische Kenngrößen statistisch untersucht und ausgewertet werden kann. Die Häufigkeitsverteilung der Merkmalsausprägungen wird bei metrischen Merkmalen graphisch (anhand von Diagrammen) und bei morphologischen Merkmalen tabellarisch dargestellt.

Die Untersuchung zur natürlichen Variabilität umfaßt metrische, d. h. meßbare, sowie morphologische Merkmale, die der Subjektivität des Bearbeiters unterliegen. Metrische Merkmale sind durch Bezugspunkte an den einzelnen Zähnen definiert (Kap. 1.3.2, Abb. 3-6).

Da für morphologische Merkmale solche Bezugspunkte nicht vorliegen, können diese lediglich beschrieben werden. Mit Hilfe von Tabellen bezüglich der oberen und unteren Konfidenzgrenzen wurde versucht, morphologische Merkmale und deren Ausprägungen anhand von Merkmalskomplexen zu unterscheiden. Um Grenzfälle, d. h. nicht klar definierbare morphologische Merkmale auszuschließen, gehen den tabellarischen Ausführungen Beschreibungen der einzelnen Zahnpositionen voraus. Die Merkmale wurden so gewählt, daß sie von der Abkautung unabhängig sowie eindeutig definierbar sind und an den einzelnen Zähnen markant hervortreten.

### 1.3.5 Untersuchte Kenngrößen der deskriptiven Statistik

Die odontologischen Nashorn-Relikte aus Sandelzhausen sind Träger von Daten, die zahlenmäßig erfaßt (d. h. auszählbar und metrisch abmeßbar), analysiert und interpretiert werden können. Verwendet man diese Daten in der Weise, daß man sie ordnet, systematisiert, ihre Struktur hervorhebt und anschaulich darstellt, dann beschreibt man den beobachteten Datensatz (beschreibende Statistik). Metrische Merkmale werden mit Hilfe von statistischen Kenngrößen nach LORENZ (1992) und SACHS (1984) charakterisiert:

- Arithmetisches Mittel  $\bar{x}$  [mm]

Es ist definiert als die Summe aller beobachteten Merkmalsausprägungen, geteilt durch deren Anzahl. Das arithmetische Mittel ist ein Durchschnittswert, dessen Aussage nur für alle Untersuchungsobjekte gemeinsam gilt, nicht aber für ein einzelnes Untersuchungsobjekt.

$$\bar{x} = \frac{\sum x_i}{n}$$

$x_i$  = Werte der einzelnen Meßdaten

$n$  = Anzahl der Meßdaten

- Minimum, Maximum [mm]

Die gesamte Meßwertreihe wird durch den maximalen (Max) und minimalen (Min) Meßwert eingeschlossen.

- Variationsbreite R (engl. range) [mm]

Min und Max bestimmen die Variationsbreite der Meßwerte.

$$R = \text{Max} - \text{Min}$$

- Standardabweichung  $s$  (= mittlere quadratische Abweichung MQA) [mm]

Die Standardabweichung  $s$  stellt für die deskriptive Statistik das wichtigste Streuungsmaß dar;  $s$  ist gleich der Wurzel aus dem Mittelwert der quadrierten Abweichungen bzw. gibt die mittlere quadratische Abweichung aller beobachteten Merkmalsausprägungen von deren arithmetischem Mittel an.

$$s = \sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n-1}}$$

- Variationskoeffizient  $V$  [%]

Um die relative Streuung einer Häufigkeitsfunktion zu bestimmen, bedient man sich eines Streuungsparameters, des Variationskoeffizienten. Dieser gibt an, um wieviel Prozent des Mittelwertes die Merkmalswerte einer Meßreihe im Durchschnitt um den Mittelwert streuen.  $V$  ist definiert als Quotient aus Standardabweichung und Mittelwert der Merkmalsausprägung  $x$  und dient dem Vergleich von Variabilitäten von Verteilungen.

$$V = 100 \frac{s}{\bar{x}} \quad \text{alle } x > 0$$

Die Anzahl der mindestens zur Untersuchung der Variabilität vorliegenden Daten wurde auf neun festgelegt; liegen weniger als neun Daten pro Zahnposition vor (z. B. bei den Incisiven oder generell bei *Lartetotherium sansaniense*), so werden die einzelnen Meßwerte mit den Inventarnummern aufgeführt.

### 1.3.6 Untersuchte Kenngrößen der analytischen Statistik

Betrachtet man die erhobenen statistischen Daten als Ausschnitt aus einer viel umfassenderen Gesamtheit und versucht man aus den untersuchten und beobachteten Daten zu Rückschlüssen auf die komplette Datengesamtheit zu gelangen, dann verwendet man Verfahren der analytischen Statistik wie Wahrscheinlichkeitsrechnung, Stichproben- und Schätzverfahren. Die Methoden der analytischen Statistik werden angewandt auf Teilgesamtheiten von statistischen Gesamtheiten. Diese Teilgesamtheiten (Stichproben) bilden jeweils eine Auswahl von Untersuchungsobjekten aus der Grundgesamtheit. In der Stichprobe werden die interessierenden statistischen Merkmale beobachtet und nach verschiedenen Richtungen hin analysiert. Von diesen sich dabei ergebenden Kenngrößen (Parametern) ausgehend, versucht man, zu Rückschlüssen auf die vergleichbaren Parameter der übergeordneten Grundgesamtheit zu gelangen. Kennzeichnend für die analytische Statistik ist also, daß Aussagen über die beobachtete (Teil-) Gesamtheit hinaus gemacht werden können. Metrische Merkmale werden ebenfalls durch statistische Kenngrößen charakterisiert, morphologische Merkmale anhand von Vertrauensgrenzen (Konfidenzgrenzen) dargestellt:

- Standardfehler des Mittelwertes  $s_{\bar{x}}$  [mm]

Liegen  $n$  Messungen von Ausprägungen eines metrischen Merkmals vor, so lautet die Formel für den geschätzten Standardfehler des Mittelwertes:

$$s_{\bar{x}} = \frac{s}{\sqrt{n}}$$

- $s$  = Stichproben-Standardabweichung der  $n$  Einzelwerte  
 $n$  = Stichprobenumfang

- Prozentualer Fehler des Mittelwertes  $I$  [%]

Wie präzise der Schätzwert des tatsächlichen Mittelwertes der Grundgesamtheit eingestuft werden kann, wird erst aus dem Quotienten des Standardfehlers des Mittelwertes  $s_{\bar{x}}$  und des Mittelwertes  $\bar{x}$  ersichtlich:

$$I = 100 \frac{s_{\bar{x}}}{\bar{x}}$$

- Konfidenzgrenzen (Vertrauensgrenzen)  $p_0$  und  $p_1$

Wie weit der (unbekannte) wahre Wert  $p$  der prozentualen Häufigkeit der Ausprägung eines morphologischen Merkmals in der Grundgesamtheit von einem bestimmten Schätzwert  $\hat{p}$  mit großer Wahrscheinlichkeit höchstens entfernt ist, kann durch zwei Grenzwerte  $p_0$  und  $p_1$  angegeben werden. Diese beiden Grenzwerte schließen den unbekanntem wahren Wert  $p$  mit einer Sicherheit von 95% ein. Der von den Konfidenzgrenzen eingeschlossene Wertebereich ist das Konfidenzintervall. Die Breite eines 95% Konfidenzintervalls ( $p_1 - p_0$ ) ist ein Maß für die Unschärfe oder Ungenauigkeit, mit der der wahre Wert  $p$  geschätzt werden kann. Je schmaler das Konfidenzintervall ist, desto schärfer ist die Konfidenzaussage. Die Intervalle sind umso schmaler, je größer  $n$  ist!

Bei dem vorliegenden Nashorn-Material variiert die Breite des 95% Konfidenzintervalls von 12% bis zu teilweise 56%, ist also recht groß bzw. ungenau, da  $n$  nur relativ kleine Werte von  $n = 10$  bis  $n = 54$ , im Durchschnitt jedoch nur  $n = 10$  bis  $n = 30$  Werte aufweist. Dennoch geben  $p_0$  und  $p_1$  einen – wenn auch nicht sehr präzisen – Eindruck davon, in welchem Konfidenzintervall der wahre Wert  $p$  innerhalb der einzelnen Merkmalskomplexe und Merkmalsausprägungen bei einer sta-

tistischen Sicherheit von 95% eingeschlossen wird. Das verbleibende Risiko wird durch die Irrtumswahrscheinlichkeit  $\alpha = 5\%$  bezeichnet. Bestimmung des Punktschätzwertes für  $p$ :

$$\hat{p} = \frac{K}{n}$$

Anhand des Quotienten  $K/n$  können mit Hilfe eines Nomogramms (LORINZ 1992: 215, Taf. IIIA) die Konfidenzgrenzen  $p_0$  und  $p_1$  grafisch abgelesen werden. Mit der Vertrauenswahrscheinlichkeit oder statistischen Sicherheit von 95% enthält der Vertrauensbereich dann den Parameter der Grundgesamtheit.

### 1.3.7 Verwendete Abkürzungen von Institutionen

BSP	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München, Deutschland
CSGP	Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa, Portugal
IPMC	Institut Paleontologic Dr. M. Crusafont Sabadell, España
MIINB	Museum d'Histoire Naturelle Blois, France
MIHNL	Musée Guimet d'Histoire Naturelle de Lyon, France
MIHNT	Museum d'Histoire Naturelle Toulouse, France
MIHNT <sub>r</sub>	Museum d'Histoire Naturelle Tours, France
MNHN	Musée National d'Histoire Naturelle Paris, France
MPV	Museu Paleontologic de València, España
MPZ	Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza, España
MSNO	Muséum des Sciences Naturelles, Orléans, France
NHG	Naturhistorische Gesellschaft, Nürnberg, Deutschland
NHMW	Naturhistorisches Museum Wien, Österreich
SMF	Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt am Main, Deutschland
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Deutschland
UCBL	Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie, Université Claude Bernard Lyon, Villeurbanne, France
UNI	Centro de Estratigrafia e Paleobiologia da Universidade Nova de Lisboa, Monte de Caparica, Portugal

## 2. ÜBERBLICK ÜBER DIE ZAHNMORPHOLOGIE DER SANDELZHAUSENER RHINOCEROTIDEN

### 2.1 GENERELLE ANMERKUNGEN ZU DEN MOLAREN

Wie bei den meisten Pflanzenfressern bilden auch die Backenzähne der Nashörner mit 4 Prämolaren und 3 Molaren im Unter- und Oberkiefer durchgehende Zahnreihen, die als Einheit funktionieren, um die Nahrung zu zerkleinern. Alle Gattungen haben brachydonte, d. h. niederkronige Zähne. Diese zeichnen sich im Oberkiefer aus durch eine konkave Kaufläche,

eine ungleich starke Schmelzdicke sowie eine Neigung der Außenwand und der lingualen Lophe zur Zahnmitte. Des Weiteren ist die Externwand höher ausgebildet, da außen die Abkautung stärker ist. Der Hauptfaktor, der die Gestalt der konkaven Kaufläche bestimmt, ist die unterschiedliche Schmelzdicke: in der Mitte sehr dünn, labial und lingual aber recht dick. Sekundärelemente wie Crochet, Crista und Crochetgegenfalte werden häufig an den oberen Zähnen gebildet, um die Zahnstruktur an den kritischen Punkten in der

Mitte des Zahnes, d. h. dort, wo der Schmelz dünner ist, zu verstärken. Das Profil des Ectolophs zeigt typisch vorspringende Kanten bzw. Abkautungsfacetten, die als sägezahnartiges Schneideblatt fungieren und durch die halbmondförmigen Lophe der unteren Zähne herausgearbeitet werden.

Kragenartige Leisten, sogenannte Cingula, die mehr oder weniger vollständig die Schmelzbasis eines Zahnes umfassen können, werden häufig bei niederkronigen Zähnen gebildet; sie schützen vermutlich das Zahnfleisch vor Verletzungen durch Dornen, härtere Fasern und Splitter in der Nahrung. Im Allgemeinen ist bei brachydonten Zähnen keine oder nur eine sehr dünne Zementschicht – meist an der Außenwand – ausgebildet und der Schmelz ist deshalb glatt und eben. Durch die laterale Kaubewegung der Kiefer entsteht in labial-lingualer Richtung auf der Okklusalfäche eine mehr oder weniger starke Striation. Da die Symphyse der Mandibel fest verschmolzen ist, können sich die beiden Kieferhälften nicht unabhängig voneinander bewegen. Beobachtungen rezenter Nashörner zeigen, daß die Tiere eine gewisse Zeit lang auf einer Seite kauen. Ursprünglich gab es Unterschiede im Grundbauplan der oberen Molaren und Prämolaren. Im Laufe der Evolution wurde jedoch der Aufbau der Prämolaren immer mehr den Molaren angeglichen (Molarisierung). Die Zähne der drei Nashorn-Gattungen sind zwar voll molarisiert, aber im Rahmen der Variabilität treten manchmal noch Merkmale der früheren Strukturen auf.

## 2.2 ALLGEMEINE BESCHREIBUNGEN DES GRUNDBAUPLANS DER EINZELNEN ZAHNPOSITIONEN

### 2.2.1 Obere Molaren

Die oberen Backenzähne der Nashörner setzen sich aus verschiedenen Elementen zusammen. Die Hauptstrukturen werden von drei Jochen gebildet, die in unterschiedlichem Winkel – je nach Gattung und Zahnposition – angeordnet sein können. Dazwischen liegen mehr oder weniger tiefe Gruben.

Das längste Joch, der Ectoloph, bildet die Außenwand des Zahnes und verläuft parallel zur Längserstreckung des Kiefers. Er ist der höchste Teil des Zahnes, da außen die Abkautung besonders stark ist. Die beiden Querjochs, der vorne liegende Protoloph und der hinten liegende Metaloph, verschmelzen mit der Innenseite des Ectolophs.

Das Vorderende der Außenwand wird von zwei Wülsten gebildet: dem Parastyl und dem Paraconus. Das anterior liegende Parastyl greift dachziegelartig über das Metastyl des vorangehenden Zahnes und trägt so zur Stabilisierung der Zähne im Kiefer bei. Es ist ein gleichbleibend starker und hoher Wulst, der zur Kaufläche hin zugespitzt ausläuft. Es kommt jedoch auch vor, daß das Parastyl bereits von der Hälfte des Zahnes bis zur Okklusalfäche als spitzer Grat verläuft und nur in der unteren Zahnhälfte als rundlicher Wulst ausgebildet ist.

An der posterioren Seite des Parastyls liegt der Paraconus, ein weiterer Wulst, der insgesamt breiter und stärker ausgebildet ist. Er entwickelt sich als Wulst meist erst etwas oberhalb der Schmelzbasis und zieht dann in gleichbleibender Stär-

ke breit-gerundet bis zur Kaufläche. Der Paraconus ist wie der Ectoloph konvex ausgebildet und etwas nach lingual geneigt, das Parastyl basal leicht nach antero-labial gedreht.

Die zwischen Parastyl und Paraconus liegende Parastylfurchung kann verschiedenartig ausgebildet sein: manchmal ist sie basal als Furchung noch nicht erkennbar, bildet sich dann aber etwas oberhalb der Schmelzbasis markant heraus. Die Parastylfurchung kann V-förmig und sehr tief oder auch U-förmig und rundlich angelegt sein; meist verläuft sie etwas schräg nach antero-labial. Hinter dem Paraconus kann als weiterer Wulst das Mesostyl auftreten, das meist ganz flach und breit-gerundet – vor allem zur Kaufläche hin – ausgebildet ist. Gelegentlich tritt bei manchen Formen hinter dem Mesostyl im leichten Knick der Außenwand eine ganz schmale flache Metaconusrippe auf. Die posteriore Kante der Externseite, die wieder leicht nach außen geknickt ist, wird vom Metastyl gebildet, das flügelartig die postero-labiale Zahnseite abschließt.

Zwischen den Querjochen kann an der Innenseite des Ectolophs eine kleine Sekundärfalte, die Crista, in den Medisinus vorragen; sie kann länglich oder leicht rundlich ausgebildet sein, ist aber immer einfaltig. Die beiden Querjochs liegen im spitzen Winkel zum Ectoloph, zeigen nach posterolingual und divergieren nur bei unabgekauten Zähnen. Der Metaloph, das hintere Joch, ist schmal und kurz und endet lingual im Hypoconus. Dieser kann an der Basis durch eine vordere und hintere Hypoconusfurchung geschnürt sein. Die vordere Hypoconusfurchung tritt häufiger auf und ist zwar deutlich, aber nicht sehr tief. Die hintere Furchung ist – sofern sie überhaupt vorhanden ist – meist als kurze Rinne ausgebildet und endet dann immer im posterioren Cingulum. Auch bei stärker abgekauten Zähnen tritt die basale Schnürung des Metalophs auf der Kaufläche nicht in Erscheinung.

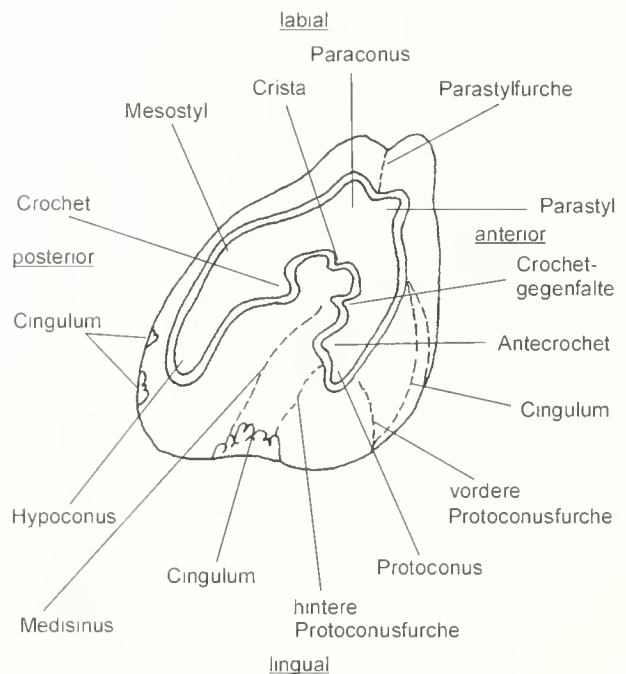


Abb. 7: Terminologie für den oberen Molaren  $M^1$  (dextral); gezeigt wird ein schematischer Zahn mit allen möglichen morphologischen Merkmalen, die normalerweise in dieser Kombination nicht vorkommen; okklusale Ansicht.

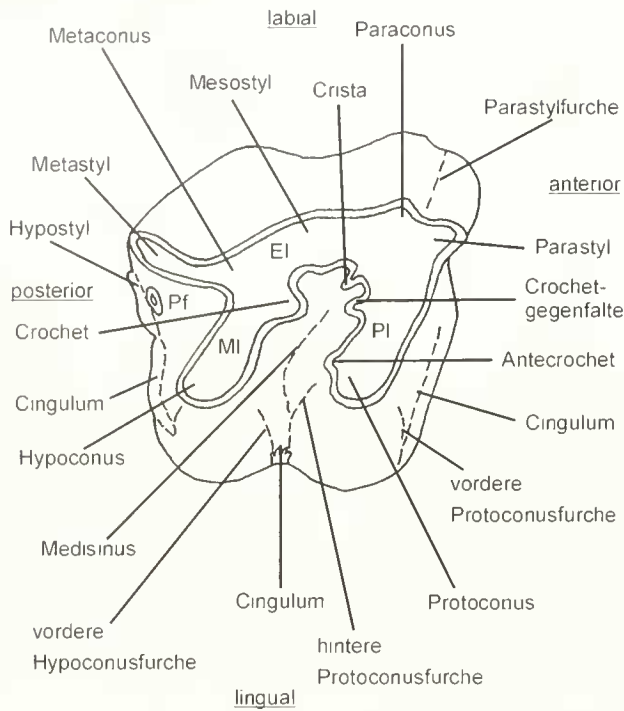


Abb. 8: Terminologie für die oberen Molaren  $M^1$  und  $M^2$ ; gezeigt wird ein schematischer Zahn mit allen möglichen morphologischen Merkmalen, die normalerweise in dieser Kombination nicht vorkommen.

Das vordere Querjoch, der Protoloph, ist etwas länger und stärker und endet lingual im Protoconus. Zwei markante, meist V-förmige und tiefe Furchen, die von der Basis bis etwa zur Hälfte des Zahnes verlaufen, schnüren ihn sehr deutlich ab. Der Protoconus ist lingual an der Basis sehr breit gerundet und verjüngt sich nach okklusal. Bei diesem Joch ist besonders bei stark abgekauten Zähnen die markante rundliche Schnürung des Protoconus und des Antecrochets auf der Okklusalfläche sichtbar. Das Antecrochet baucht sich meist gerundet in den Medisinus aus.

Das Crochet ist ein weiteres Sekundärelement, das – jedoch größer als die Crista – von der Vorder-Innenseite des Metalophs in den Medisinus vorragt; meist ist es als einfacher, manchmal auch als mehrfacher Sporn ausgebildet. Das Antecrochet ist basal am kräftigsten, Crista und Crochet kurz unter der Kronenspitze. Die Crochetgegenfalte ist das dritte Sekundärelement, das an der Innenseite des Protolophs oberhalb des Antecrochets in den Medisinus vorspringt. Crochet, Crista und Crochetgegenfalte können in unterschiedlicher Weise zu Brücken verschmelzen, wobei es immer zur Bildung einer Medifossette kommt. Verschmelzungen zwischen Crochet und Crochetgegenfalte sowie Crochet und Crista sind bekannt.

Im spitzen Winkel von Metastyl und Metaloph befindet sich an der posterioren Zahnseite eine weitere Fossette: die Postfossette. Es handelt sich um eine trichterförmige Vertiefung, die okklusal dreieckig, basal sehr tief und spaltenförmig ausgebildet ist und posterior vom Cingulum verschlossen wird. Die Hauptgrube, der Medisinus, verläuft von der Innenwand des Ectolophs als leicht geschwungene, meist tiefe Rinne, die lingual im Innencingulum oder an einem Zapfen desselben endet. Das linguale Tal zwischen Hypoconus und Protoconus

ist – je nach Zahnposition – unterschiedlich ausgebildet: V-förmig und eng oder U-förmig und weit.

Die Oberkiefermolaren können – mehr oder weniger vollständig – von einem leistenartigen Saum, dem Cingulum, umgeben sein. Dieses ist an der anterioren und posterioren Seite immer ausgebildet und liegt höher als die Schmelzbasis. Durch die Druckusur, d. h. das Zusammenwirken der Zähne beim Kauen, ist es jedoch meist abgenutzt und somit zumindest im postero- und antero-labialen Bereich nur noch schwach erkennbar. Das linguale Cingulum kann direkt an der Basis oder etwas oberhalb davon durchgehend, unterbrochen, nur als Zapfen im Medisinus vorhanden sein oder ganz fehlen. Auf der labialen Seite ist es meist reduziert, d. h. nur als zarter Saum direkt an der Basis oder als kurze Leisten nur an der postero- und antero-labialen Seite ausgebildet. Höhe, Lage und Ausprägung des Cingulums sind von Art zu Art sehr verschieden und variieren auch innerhalb einer Art.

Der vorderste Molar hat einen leicht trapezförmigen Umriß, ist etwas breiter als lang und kleiner als der sich anschließende  $M^2$ . Er ist lingual zwischen Hypoconus und Protoconus enger gebaut als der  $M^2$ , gleicht diesem aber sonst sehr in der Morphologie. Der zweite Molar hat einen fast quadratischen Umriß und der Medisinus läuft lingual in einem breiteren Tal aus.

Der hinterste Molar im Oberkiefer ist durch das reduzierte Platzangebot an dieser Stelle an der posterioren Seite verkürzt. Er ist zwar auch aus den drei Jochen Ectoloph, Metaloph und Protoloph aufgebaut, besitzt jedoch kein Metastyl, d. h. der Ectoloph geht direkt in den Metaloph über; die Form ist deshalb dreieckig. Ectoloph und Metaloph bilden die posteriore Seite des Zahnes: diese ist konvex, d. h. von labial nach lingual gebogen und ebenfalls leicht zur Zahnmitte geneigt, so daß der Medisinus bei frischen Zähnen von dieser posterioren Wand medial verdeckt wird. Durch die dreieckige Form fehlt am letzten Molaren die Postfossette und der Metaconus. Ectoloph und Metaloph bilden zusammen ein schmales Joch, das schräg nach hinten innen läuft, so daß mit dem breiteren Protoloph, der sich senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers von der Labial- zur Lingualseite ausdehnt, ein spitzer Winkel entsteht. Auftreten und Verschmelzen der Sekundärelemente sind beim  $M^3$  ähnlich wie bei den vorderen Molaren ausgeprägt. Das vordere Querjoch, der Protoloph, ist beim  $M^3$  kürzer, verbreitert sich aber ebenfalls nach lingual bis zum Protoconus. Eine hintere Protoconusfurche tritt nie auf, eine vordere ist gelegentlich vorhanden, dann aber nur als schwache, kurze Rinne direkt an der Basis des Protoconus. Der Medisinus ist lingual weit geöffnet und endet in einem meist nur als Riegel oder Zapfen ausgebildeten Innencingulum, das auch ganz fehlen kann. Das anteriore Cingulum ist wie bei den vorderen Molaren entwickelt, das posteriore jedoch stark reduziert und besteht nur aus einem postero-lingualen Knoten oder Wulst.

## 2.2.2 Obere Prämolaren

Die oberen Prämolaren setzen sich aus denselben primären und sekundären morphologischen Elementen zusammen wie die Molaren. Die ursprünglichen morphologischen Unter-

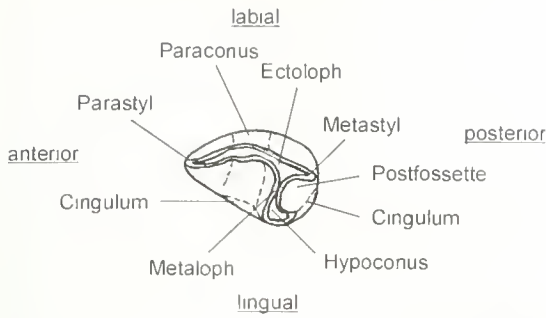


Abb. 9: Terminologie für den oberen Prämolaren P<sup>1</sup> (sinistral, okklusale Ansicht).

schiede in der Grundstruktur werden im Laufe der Evolution angeglichen (molarisiert). Trotz des gleichen Grundaufbaus sind die Prämolaren gegenüber den Molaren kleiner, vor allem kürzer. Der Umriss ist rechteckig bei P<sup>1</sup>-P<sup>2</sup> und dreieckig bei P<sup>3</sup>.

Der Ectoloph ist nur schwach konvex und je nach Gattung mehr oder weniger stark nach lingual geneigt. Das Metastyl ist kurz und der Ectoloph im Bereich des Metaconus nur ganz schwach, bei einigen Gattungen gar nicht geknickt. Die Querjoche Metaloph und Protoloph sind nicht divergent, sondern parallel und nur schwach schräggestellt, der Winkel zwischen Metastyl und Metaloph somit bei den Prämolaren größer. Manchmal kommt es zwischen dem Anterochet und dem Hypoconus bei P<sup>1</sup> und P<sup>2</sup> lingual zu einer Brückenbildung, wobei der Medisinus dann ganz geschlossen ist. Dieses Merkmal ist innerhalb der drei Gattungen und auch bei den einzelnen Zahnpositionen recht variabel.

Ein Cingulum ist an der anterioren und posterioren Seite immer als kräftige Leiste vorhanden; lingual ist es je nach Gattung sehr variabel, d. h. es kann als Riegel, Zapfen, ganz geschlossen vorhanden sein oder auch völlig fehlen. Labial kann das Cingulum als zarter Saum direkt an der Basis auftreten, reliktsch nur noch postero- und antero-labial vorhanden sein, meist fehlt es ganz. Schnürfurchen treten nur noch am Protoloph von P<sup>1</sup> und P<sup>2</sup> auf, bei den vorderen Prämolaren fehlen sie ganz. Des Weiteren sind sie insgesamt schwächer als bei den Molaren ausgebildet, d. h. sie sind nicht so tief, so daß Anterochet und Protoconus nicht mehr okkusal so stark rundlich abgeschnürt hervortreten.

Von den Sekundärelementen tritt die Crista am P<sup>1</sup> und P<sup>2</sup> häufiger auf als bei den Molaren; am P<sup>2</sup> und P<sup>3</sup> fehlt sie immer. Eine Crochetgegenfalte ist bei den Prämolaren an keinem Zahn beobachtet worden. Das Crochet ist meist vorhanden und oft als mehrfacher Sporn ausgebildet, kann aber auch ganz fehlen (besonders am P<sup>2</sup> und immer am P<sup>3</sup>). Verschmelzungen zwischen Crochet und Crista kommen vor.

Die Breite der Prämolaren nimmt stark nach vorn ab, d. h. der P<sup>2</sup> zeigt schon deutliche Zeichen einer Reduktion: durch die Verkürzung des Protolophs, der bei *Prosantorhinus germanicus* nicht mit der Internseite des Ectoloph verschmolzen ist, kann es zur Bildung einer Präfossette an der anterioren Seite zwischen Parastyl, Protoloph und anteriorem Cingulum kommen. Der P<sup>1</sup> ist klein mit reduziertem Kronenmuster; Ectoloph, Metaloph und die Postfossette sind immer vorhanden, der Protoloph geht im Rahmen der morphologischen Re-

duktion verloren und fehlt bei *Prosantorhinus germanicus* immer. Der erste Prämolare erscheint zwar schon kurz nach den Milchzähnen, fällt aber auch früh wieder aus.

### 2.2.3 Obere lakteale Prämolaren

Die Milchzähne – jeweils drei im Ober- und Unterkiefer – sind morphologisch wie die nachfolgenden Prämolaren und Molaren aufgebaut. Sie sind jedoch kleiner und die Kronenhöhe ist erheblich niedriger. Der Schmelz ist dünner und die Wurzeln sind etwas gespreizt, um Raum zu lassen für die nachfolgenden Keime der Prämolaren. Wie bei den adulten Zähnen ist auch bei den Milchzähnen auf der Außenseite gelegentlich eine dünne Zementschicht ausgebildet. Die Milchzähne im Oberkiefer haben oft eine kompliziertere Sekundärfaltung mit zahlreichen Verschmelzungen und Fossettenbildungen besonders am D<sup>2</sup>, dieser ist auch nach vorn verschmälert. HEISSIG (1969: 14, 15) bemerkt, daß die Sekundärelemente der Milchzähne phylogenetisch früher erscheinen als bei den Molaren, andererseits auch die primitiven Merkmale länger erhalten bleiben, wodurch ein merkmalsreicheres Kronenmuster entsteht.

Die laktealen Prämolaren zeigen meist schon artspezifische Merkmale wie Schnürfurchen oder eine besondere Cingulum-Ausbildung. Das Mesostyl kann – meist am D<sup>2</sup> – stärker ausgebildet sein. Der D<sup>1</sup> zeigt oft eine sogenannte Wachstumsrinne an der Externseite etwas oberhalb der Basis, die den nachfolgenden Prämolaren und Molaren fehlt. Die Bildung einer sogenannten „Wachstumsrinne“ (nach HEISSIG) – vorwiegend am letzten laktealen Prämolaren, fast immer im Ober-, selten im Unterkiefer – ist die Reaktion des Nashornkörpers auf einen Mineralstoffmangel, der vermutlich zu einem ganz bestimmten Zeitpunkt eintritt, nämlich dann, wenn der Schmelz für den großen M<sup>1</sup> im Ober- und M<sub>1</sub> im Unterkiefer gebildet wird und dazu in erhöhtem Maße Mineralien erforderlich sind. Hat sich der Körper nach dieser Schmelzbildung wieder auf einen normalen Mineralverbrauch umgestellt, wird auch die Entwicklung des D<sup>1</sup> im Ober- und D<sub>4</sub> im Unterkiefer normal, d. h. ohne die Bildung von weiteren Wachstumsrinnen fortgesetzt (freundl. mündl. Mitt. HEISSIG).

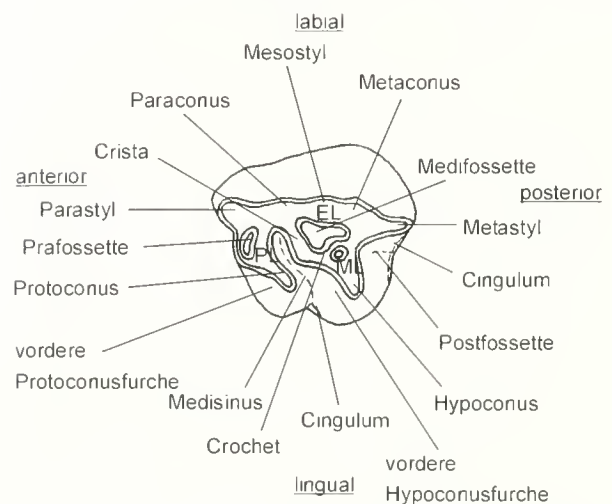


Abb. 10: Terminologie für den oberen laktealen Prämolaren D<sup>2</sup> (sinistral, okklusale Ansicht); El = Ectoloph, Pl = Protoloph, MI = Metaloph.

### 2.2.4 Obere Incisiven

Das merkmalsarme Vordergebiß aller Sandelzhausener Nashorn-Gattungen ist reduziert, d. h. im männlichen wie im weiblichen Geschlecht ist nur ein I<sup>1</sup> im Oberkiefer vorhanden. Der obere I<sup>1</sup> ist ein rudimentärer, kleiner, stiftförmiger Zahn, der sich schwer bestimmen läßt. Laut HLISSIG (1969: 13) kommt dieser Zahn nur bei *Dicerorhinus schleicmayeri* bzw. laut HLISSIG (1984: 69) nur bei *Dicerorhinus* (= *Dicerorhinus* + *Lartetotherium*) vor. Der I<sup>1</sup> ist bei den Sandelzhausener Gattungen nicht belegt.

Bei dem vorliegenden Material handelt es sich nur um isolierte obere Incisiven, da das schmale, zarte Os incisivum immer an der bruchgefährdeten Stelle zwischen dem I<sup>1</sup> und dem I<sup>2</sup> abbricht. Noch im Oberkiefer steckende Schneidezähne liegen also leider bisher nicht vor, so daß die Bestimmung und systematische Einordnung der Incisiven anhand von Vergleichsmaterial und Beschreibungen sowie Abbildungen aus der Literatur erfolgte.

Ein starker Geschlechtsdimorphismus ist nur bei *Prosantorhinus germanicus* ausgeprägt; von dieser Gattung liegen quantitativ etwa gleich viele männliche wie weibliche I<sup>1</sup> zur Beschreibung der Variabilität vor. Die I<sup>1</sup> von *Plesiaceratherium fablbuschi* sind zwar quantitativ auch recht gut belegt, jedoch können zu dem vermutlich schwachen Sexualdimorphismus nur vage Aussagen gemacht werden, d. h. welche Zähne zum männlichen und welche zum weiblichen Geschlecht gehören, ist noch unklar.

Die wenigen Oberkiefer-Incisiven, die weder zu *Prosantorhinus germanicus* noch zu *Plesiaceratherium fablbuschi* eingeordnet werden konnten, da sie eine andere Morphologie zeigen, wurden anhand von französischem Vergleichsmaterial zu *Lartetotherium sansaniense* gestellt. Ob bei dieser Art ein Geschlechtsdimorphismus vorliegt, kann aufgrund der wenigen Zähne nicht belegt werden. Ebenso unbekannt ist, ob die I<sup>1</sup> der drei Nashorn-Gattungen Milchzahnvorläufer besaßen, was jedoch vermutet wird.

Die oberen Incisiven zeigen immer eine, manchmal auch zwei Abkauungsflächen – meist im hinteren Kronenteil – mit deutlicher Striation, die vom unteren I<sub>1</sub>, der als Antagonist fungiert, herausgearbeitet wird. Die Krone der I<sup>1</sup> ist generell sehr niedrig, lang und schmal, meist pantoffel-, bohnen- oder kappenförmig; eine nach lingual verschobene Längskante läuft über die ganze Krone. Die Wurzel ist meist schmal und kurz und läuft rasch spitz zu, kann jedoch auch lang und schlank ausgebildet sein.

### 2.2.5 Untere Molaren und Prämolaren

Wie die oberen Molaren und Prämolaren gleichen sich auch die unteren Backenzähne im Bauplan; diese sind jedoch besonders uniform gebaut, d. h. die Ähnlichkeit zwischen Molaren und Prämolaren ist deutlich größer als im Oberkiefer; alle Zähne sind vollständig molarisiert. Der Schmelz der Unterkieferzähne ist an der Labialseite des Außenbogens und an der posterioren Seite des Innenbogens der beiden Joche am stärksten; die Zähne sind immer länger als breit und haben

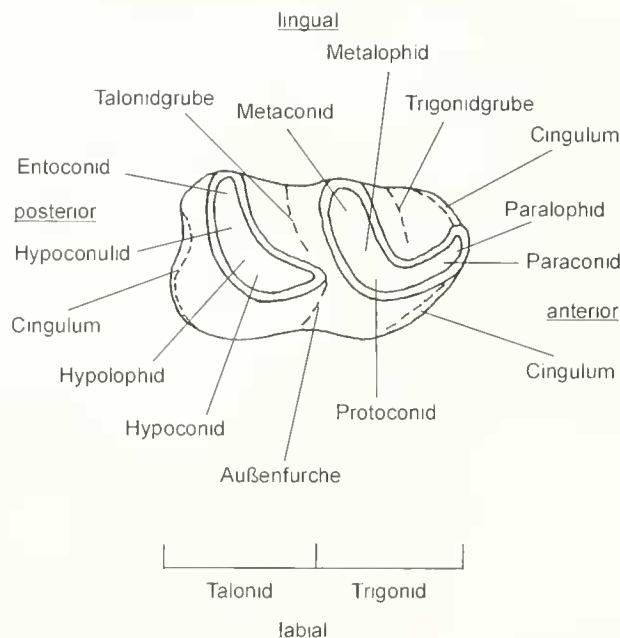


Abb. 11: Terminologie für die unteren Molaren und Prämolaren (dextral, okklusale Ansicht).

somit einen rechteckigen Umriß.

Alle Backenzähne setzen sich aus zwei mehr oder weniger stark geknickten Jochen zusammen: dem Metallophid und dem Hypoallophid. Der Außenschenkel des Metallophids verläuft etwa parallel zur Längserstreckung des Kiefers, fällt bei frischen Zähnen etwas nach vorn ab und geht anterior in das Paraconid und das nach lingual umgebogene Parallophid über; der Innenschenkel liegt quer zur Längserstreckung des Kiefers. Außen- und Innenschenkel des Hypoallophids sind genauso angeordnet, nur ist der Außenschenkel an der posterioren Seite des Metallophids angeheftet und biegt nicht nach lingual um. Der Innenschenkel des Metallophids verbindet das lingual liegende Metaconid mit dem labial liegenden Protoconid, der Innenschenkel des Hypoallophids das linguale Entoconid mit dem labialen Hypoconid. Dort, wo das Hypoconid an der posterioren Wand des Protoconids angeheftet ist, kommt es zur Bildung einer Außenfurche. Diese kann V-förmig und tief oder U-förmig und weit ausgebildet und je nach Zahnposition mehr oder weniger stark nach anterior geneigt sein.

Die Coni des Vorderjochs werden als Trigonid, die des Hinterjochs als Talonid bezeichnet. Durch die nach lingual geöffnete hufeisenförmige Anordnung der Coni des Trigonids entsteht lingual eine Zahngrube (Trigonidgrube) deren Wände – je nach Gattung und Zahnposition – mehr oder weniger stark abfallen können. An der Basis dieser Grube ist eine sogenannte Trigonidrinne ausgebildet, die lingual im Cingulum hoch über der Basis auslaufen kann oder auch direkt an der Schmelzbasis. Auch im hinteren Zahnteil entsteht durch die Joche und den Innenschenkel des Metaconids eine Zahngrube, die sogenannte Talonidgrube, die aber tiefer und weiter ist. Die Talonidrinne an der Basis dieser Grube kann ebenfalls im lingualen Cingulum enden oder direkt an der Schmelzbasis.

Das Trigonid kann – je nach Gattung und Zahnposition –

kürzer, länger oder genauso lang wie das Talonid sein. Bei frischen Zähnen ist das Trigonid immer deutlich höher als das Talonid; mit der Abkautung verschwindet dieses Charakteristikum schnell und es entsteht eine mehr oder weniger plane Okklusalfäche.

Ein anteriores Cingulum ist immer vorhanden (am  $P_1$  oft reduziert) und zieht sich schräg – als mehr oder weniger starker Saum – von der Basis des Paraconids und Paralophids (oft auch nur an einer Seite) bis zur Kaufläche. Durch die Druckusur des vorderen Zahnes ist es jedoch oft nur noch schwach erkennbar. Das posteriore Cingulum ist ebenfalls immer ausgebildet: von  $P_2$ - $M_3$  als mehr oder weniger starker Saum, der postero-labial von der Schmelzbasis schräg bis etwa zur Mitte der posterioren Zahnseite zieht; an der postero-lingualen Seite der Schmelzbasis fehlt es immer. Wie das anteriore Cingulum ist auch das posteriore Cingulum durch Druckusur des Nachbarzahnes stark abgenutzt. Am  $M_1$  kann das posteriore Cingulum ganz fehlen oder nur noch schwach angedeutet sein, meist ist es aber als mehr oder weniger starker Zapfen oder Riegel ausgebildet, der sich direkt an der Schmelzbasis befindet und nach lingual und nach labial in einen kurzen Saum übergehen kann. Die Ausbildung des lingualen Cingulums ist recht variabel: es kann ganz fehlen, ist aber meist als Riegel am Ausgang der Talonid- und Trigonidgrube vorhanden und immer unter dem Metaconid unterbrochen. Es kann auch nur an der Schmelzbasis des Trigonids oder Talonids als Saum vorhanden sein.

Das Außencingulum kann ebenfalls ganz fehlen, als zarter oder auch starker Saum direkt an der Schmelzbasis oder weiter oberhalb längs der ganzen Externseite ausgebildet sein oder auch nur als Riegel im Bereich der Außenfurche; es kann auch oberhalb der Schmelzbasis nur im Bereich des Talonids oder Trigonids als mehr oder weniger starker Saum entwickelt sein. Am Entoconid kann von der Basis bis zur Kaufläche lingual eine mehr oder weniger starke senkrechte Entoconidrinne ausgebildet sein. Besonders die Außenwand zeigt entweder eine deutliche Horizontalstreifung, eine ausgeprägte senkrechte Riefung – vorwiegend im Bereich des labialen Cingulums – oder auch beides.

Die unteren Prämolaren haben gegenüber den Molaren einen schmälere Umriß und eine stärkere Einkrümmung des Hypolophids. Dadurch ist die Talonidgrube rundlicher und lingual mehr eingengt. Die Prämolaren sind deutlich kürzer als die Molaren;  $P_1$  und  $P_2$  zeigen Reduktionserscheinungen, d. h. der  $P_3$  hat meist kein Paralophid und die Trigonidrinne ist kaum eingesenkt. Bei  $P_3$ - $P_4$  kann eine Protoconidfalte, d. h. ein kleiner Wulst, der in die Trigonidgrube vorspringt, ausgebildet sein. Wie im Oberkiefer erscheint der  $P_1$  bald nach den Milchzähnen und fällt auch früh wieder aus. Je nach Gattung kann er ein bis zwei Wurzeln besitzen oder auch eine Wurzel, die lingual gespalten ist. Der Zahn sitzt meist deutlich unterhalb der Okklusalfäche der übrigen Zähne und ist deshalb nie abgekaut.

## 2.2.6 Untere lakteale Prämolaren

Die unteren Milchzähne sind schmaler und länger als ihre Nachfolger; das Paralophid ist am  $D_1$  meist geteilt, so daß es zur Bildung einer Paralophidgrube kommt. Des Weiteren ist lingual am  $D_4$  meist von okkusal bis basal eine mehr oder we-

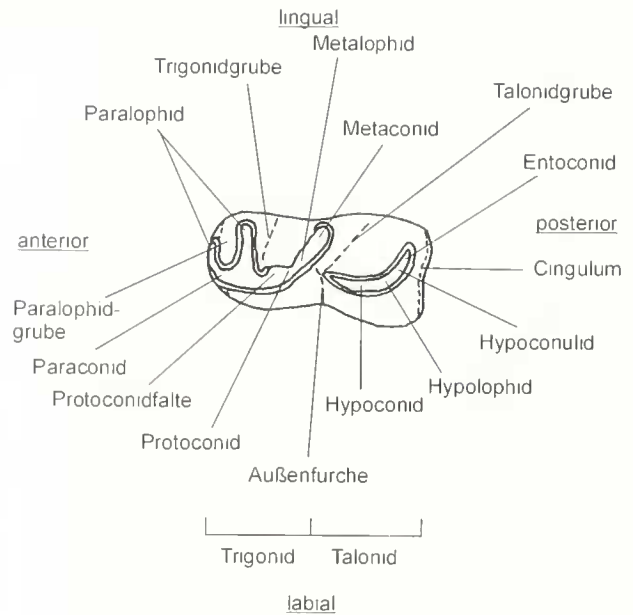


Abb. 12: Terminologie für den unteren laktealen Prämolaren  $D_1$  (sinistral, okklusale Ansicht).

niger starke Entoconidrinne ausgebildet. Eine Protoconidfalte ist besonders am  $D_3$ , etwas schwächer auch am  $D_4$ , vorhanden.

Der  $D_2$  ist nach vorn besonders verschmälert, d. h. das Paraconid ist zur Kante reduziert und fast immer fehlt das Paralophid; ansonsten ähnelt er stark dem  $P_3$ , ist aber schmaler, länger und niedriger als dieser. Das Metaconid bzw. Metalophid ist am  $D_2$  oft nach hinten gestreckt bzw. verlängert und verschmilzt dann meist mit dem Entoconid, so daß die Talonidgrube ganz geschlossen ist. Der  $D_3$  bricht früher durch als der  $D_4$  und ist dadurch dementsprechend stärker abgekaut, der  $D_4$  wird als letzter Milchzahn gewechselt und ist oft als einziger laktealer Prämolare zwischen den bereits vollständig durchgebrochenen Prämolaren und Molaren noch vorhanden.

Von den Arten *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fablbuschi* liegen zahlreiche isolierte obere und untere Milchzähne aller Zahnpositionen sowie einige Zahnreihen zur Untersuchung der Variabilität vor. Die Milchzähne von *Lartetotherium* sind zwar im Oberkiefer und Unterkiefer auf allen Zahnpositionen belegt, aber nur mit sehr wenigen Objekten.

## 2.2.7 Untere Incisiven

Wie im Oberkiefer ist auch im Unterkiefer das merkmalsarme Vordergebiss reduziert und durch das Gegeneinanderwirken des  $I^1$  und  $I^2$  charakterisiert.

Bei allen drei Sandelzhausener Nashorn-Gattungen ist der  $I^2$  der Männchen der größte Zahn im Unterkiefer. Der Geschlechtsdimorphismus ist bei *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fablbuschi* sehr deutlich ausgeprägt, d. h. die weiblichen  $I^2$  sind erheblich kürzer und schmaler als die männlichen. *Lartetotherium sansaniense* hingegen zeigt einen sehr geringen Geschlechtsdimorphismus: männliche und weib-

liche  $I_2$  unterscheiden sich vorwiegend in der Stärke und vermutlich nur geringfügig in der Länge.

Die männlichen  $I_2$  sind – je nach Gattung – unterschiedlich gekrümmt: *Prosantorhinus germanicus* zeigt eine starke, in zwei Ebenen verlaufende Krümmung, *Plesiaceratherium fablbuschi* hat besonders schwach gebogene Schneidezähne und die  $I_2$  von *Lartetotherium sansaniense* sitzen flach im Unterkiefer und sind fast nur nach außen gebogen. Die  $I_2$  der Weibchen sind bei *Prosantorhinus germanicus* schwach in einer Ebene gebogen, bei *Plesiaceratherium fablbuschi* und *Lartetotherium sansaniense* sitzen sie flach im Unterkiefer und sind nur etwas nach außen gekrümmt. Die Querschnitte der männlichen und weiblichen  $I_2$  sind an der Kronenspitze dreieckig bis tropfenförmig, an der Kronenbasis oval und im Wurzelbereich rundlich (Abb. 45 u. 46). Die Wurzel des  $I_2$  reicht bei den Männchen bis unter den Hinterrand des  $P_2$ . Generell zeigen die weiblichen  $I_2$  eine deutliche Einschnürung am Zahnhals und tragen – im Gegensatz zu den männlichen – auf der lingualen Oberseite eine deutliche Schmelzschicht.

Alle  $I_2$  sind langgestreckt und lanzettförmig, einspitzig, einwurzelig und stark abgekaut; frische  $I_2$  liegen nicht vor. Vorwiegend bei den männlichen  $I_2$  ist eine mehr oder weniger deutliche Striation in mesial-distaler Erstreckung auf der lingualen Oberseite erkennbar. Meist sind zwei verschiedene Abnutzungsflächen ausgebildet: eine glatt polierte im apikal-mesialen Bereich, die durch die Lippen des Tieres bei der Nahrungsaufnahme entsteht und eine weitere Fläche im mittleren bis basalen Zahnteil mit meist deutlichen Abkautsstriemen, die durch die Nahrung und den oberen  $I^1$  hervorgerufen wird; an den weiblichen  $I_2$  sind meist nur ganz schwache Abkautsstriemen erkennbar. Durch das Gegeneinanderwirken von  $I^1$  und  $I_2$  entsteht ein Schneidewerkzeug, mit dem Nashörner

Aste, Zweige und Blätter schneiden können. Die langen  $I_2$  dienen den Männchen jedoch nicht nur zur Nahrungsaufnahme, sondern auch zur Verteidigung.

Wie HEISSIG (1972: 10, 11) bemerkt, steht die Stärke des Hornes meist in umgekehrtem Verhältnis zur Stärke des  $I_2$ . Im Jungtertiär können zwei Gruppen unterschieden werden, von denen eine starke Hörner und schwache oder keine  $I_2$  besitzt, die andere mächtige  $I_2$ , aber kein oder nur ein schwaches Horn. Nur beim rezenten *Dicerorhinus sumatrensis* und anderen asiatischen Arten werden  $I_2$  und Horn nebeneinander als Waffe eingesetzt. HEISSIG (1972) führt weiter an, daß Grasfresser mit gesenkter Kopfhaltung nur unter den Nashörnern mit starken Hörnern auftreten, die ihre  $I_2$  ganz verloren haben; Steppenformen mit verstärktem  $I_2$  haben niemals eine geneigte Kopfhaltung entwickelt, da der  $I_2$  nur bei waagerechter Kopfhaltung als Waffe die richtige Position hat. Eine Reduktion des  $I_2$  bedingt auch immer die Reduktion des  $I^1$  (gilt jedoch nicht umgekehrt).

*Prosantorhinus germanicus* besaß ein kleines Horn auf der Nasenspitze, aber kräftige Hauer im Unterkiefer; das hornlose *Plesiaceratherium fablbuschi* hat der Verstärkung der Incisiven den Vorrang gegeben, d. h. mangels Horn die hauerartigen  $I_2$  als Waffe eingesetzt; *Lartetotherium sansaniense* zeigt zwar von allen drei Arten die schwächsten  $I_2$ , die kegelförmige Basis auf den kräftigen Nasenbeinen deutet jedoch auf ein starkes Horn hin, das fossil nicht erhaltungsfähig war.

Von *Prosantorhinus germanicus* liegen zahlreiche isolierte männliche wie weibliche  $I_2$ , jedoch nur eine Mandibel mit den Schneidezähnen in situ vor; von *Plesiaceratherium fablbuschi* sind etwas weniger isolierte  $I_2$  von beiden Geschlechtern überliefert und ebenfalls nur eine Mandibel mit einem männlichen  $I_2$  sowie eine Symphyse mit beiden männlichen  $I_2$  in situ vorhanden.

Die unteren Schneidezähne von *Lartetotherium sansaniense* sind nur mit wenigen Exemplaren belegt, wobei nicht eindeutig geklärt ist, welche Zähne zu einem männlichen und welche zu einem weiblichen Individuum gehören; eine einzige beschädigte Mandibel mit einem  $I_2$  (nicht in situ) liegt vor. Der untere  $I_1$  ist ein kleiner stiftförmiger Zahn, der sehr schwer bzw. meist nicht zu bestimmen ist. Er ist bei den Sandelzhausener Nashörnern nur als Wurzelquerschnitt von *Prosantorhinus germanicus* an einem Symphysenbruchstück in situ nachgewiesen (Abb. 47); des Weiteren liegen einige isolierte  $I_1$  vor, die jedoch mangels Vergleichsmaterial nicht systematisch eingeordnet werden können. Bei dem einzigen von *Plesiaceratherium fablbuschi* vorliegenden Symphysenbruchstück stehen die  $I_2$  so nahe beieinander, daß kein Raum für etwaige  $I_1$  übrigbleibt, weshalb angenommen wird, daß auch keine vorhanden waren. HEISSIG (1984: 69) vermutet das Vorkommen eines  $I_1$  bei *Lartetotherium sansaniense*.

Morphologische Beschreibung und Diskussion bezüglich der  $I_1$  erfolgt in den Kapiteln 3.1.11, 3.2.11 und 3.3.11.

Die Existenz von laktealen Schneidezähnen ( $df_2$ ,  $dI_1$  ?) ist in Sandelzhausen nur an zwei Mandibeln von *Prosantorhinus germanicus* (Taf. 4, Fig. 3, 4) und an einem vollständig bezahnten Milchunterkiefer von *Plesiaceratherium fablbuschi* (Taf. 10, Fig. 7) nachgewiesen; von *Lartetotherium sansaniense* sind keine Milchschneidezähne und Kiefer mit laktealer Bezahnung vorhanden.

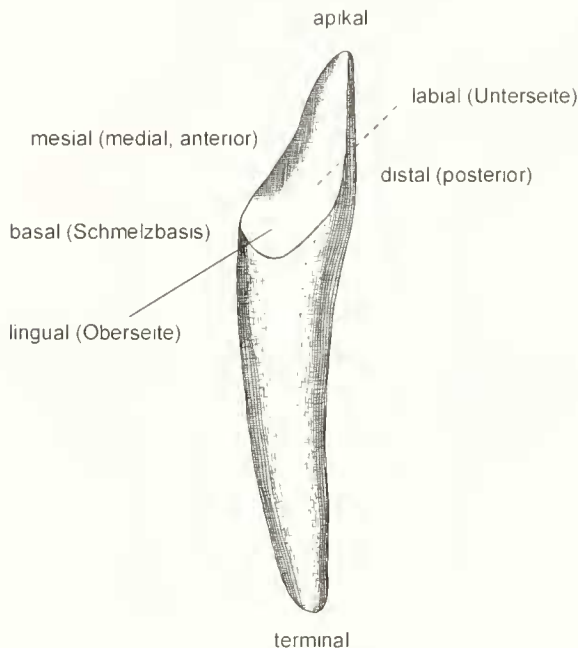


Abb. 13: Richtungsbezeichnungen an einem männlichen unteren  $I_2$  dex von *Prosantorhinus germanicus* (linguale Ansicht).



### 3. SYSTEMATISCHER TEIL

#### 3.1 *PROSANTORHINUS GERMANICUS* (WANG, 1928)

##### 3.1.1 Allgemeiner Überblick zur Gattung *Prosantorhinus* HEISSIG, 1974

Unterfamilie: Aceratheriinae DOLLO, 1885.

Tribus: Teleoceratini HAY, 1902.

Namengebung: aus gr. *prosantes* = steil ansteigend, wegen der steil nach vorn ansteigenden Nasenbeine.

Synonymie: 1972 *Brachypodella* – HEISSIG: 65 ff.

Typusart: *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928).

Weitere Arten: *Prosantorhinus douvillei* (OSBORN, 1900).

Stratigrafische Verbreitung: während des Orleaniums und Astaraciums im mittleren Untermiozän bis zum oberen Mittelmiozän (MN 3 - MN 7/8?).

Geografische Verbreitung: Zentral- und Westeuropa (Deutschland, Frankreich, Spanien, Portugal).

Original-Diagnose: WANG 1928: 192ff.

Erweiterte Diagnose: HEISSIG 1972: 65.

Revidierte Diagnose: plumpwüchsige, kleine bis mittelgroße Teleoceratini mit verkürzten Metapodien und verkürztem Schädel. Kräftige Incisiven mit starkem Geschlechtsdimorphismus. Markante Furchenbildung bei den oberen Prämolaren, Crochet als mehrfacher Sporn ausgebildet.

$$\text{Zahnformel: } \frac{1203}{203} \text{ (juvenil)} \quad \frac{1043}{2043} \text{ (adult)}$$

##### 3.1.2 Allgemeiner Überblick zur Art *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)

Synonymie:

- v 1834 ohne Bestimmung – H.V. MEYER: Taf. 2, Fig. 19a, b; Taf. 6, Fig. 50a, b.
- 1909 *Rhinoceros (Ceratorhinus) sansaniensis* LARTEF – ZDARSKY: 252ff.; Taf. 6 (1), Fig. 6, 7, 9.
- v\* 1928 *Dicerorhinus (Ceratorhinus) germanicus* n.sp. – WANG: 191ff., Abb. 2B; Taf. 8, Fig. 1-4; Taf. 9, Fig. 1, 2.
- non 1929 *Dicerorhinus germanicus* nov.spec. – WANG: 4; Taf. 2, Fig. 5.
- 1934 *Ceratorhinus tagicus* ROMAN – ROMAN & VIRET: 35; Taf. 9, Fig. 9, 11.
- 1970 *Dicerorhinus sansaniensis-germanicus* Gruppe – MÖTTL: 83, 89, 98, 102, 103.
- 1972 *Brachypodella* n.gen. *germanica* (WANG) – HEISSIG: 65ff.
- 1974 *Prosantorhinus germanicus* pro *Brachypodella germanica* – HEISSIG: 37 (Rhinocerotidae, Mammalia). (= non *Brachypodella* BECK 1837 [Gastropoda]).
- non 1980 cf. *Prosantorhinus* sp. D – GUERIN: 203, 392, 401, 1052, 1054, 1057.
- ? 1983 *Gaidathberium (Iberotherium) rexmanuelli* nov. sp. ANTUNES & GINSBURG – ANTUNES & GINSBURG: 30ff.; Taf. 6, Fig. 1-12; Taf. 7, Fig. 1-8.
- 1983 *Prosantorhinus* cf. *Germanicus* (WANG) – ANTUNES & GINSBURG: 20-24, 27, 28, 35, 36, 44, 45, 47; Taf. 2, Fig. 1, 2; Taf. 9, Fig. 1, 2.

- ? 1983 *Prosantorhinus* cf. *Germanicus* (WANG) – ANTUNES & GINSBURG: Taf. 4, Fig. 2, 3.
- v 1984 *Prosantorhinus germanicus* (WANG) – HEISSIG: 64ff., Abb. 142, 143, 152, 154, 163.
- ? 1987 *Gaidathberium rexmanuelli* ANTUNES & GINSBURG – GINSBURG, MAUBERT & TELLES-ANTUNES: 303ff., Abb. 2-5, Taf. 1, Fig. 2-5, 7.
- non 1988 cf. *Prosantorhinus* sp. D – GUERIN: 98, 99, 127ff.
- ? 1996 *Gaidathberium rexmanuelli* ANTUNES & GINSBURG – CERDEÑO: 111ff.
- ? 1996 *Prosantorhinus* sp. A CERDEÑO – CERDEÑO: 111, 112, 120ff.
- ? 1996 *Prosantorhinus* sp. B CERDEÑO – CERDEÑO: 111, 112, 117, 120ff.
- v 1996 *Prosantorhinus germanicus* (WANG) – CERDEÑO: 111, 112, 120ff.; Taf. 17, Fig. 1-3, 7, 8.

Da von WANG kein Holotypus bestimmt wurde, wird das von HEISSIG (1972) als Holotypus bezeichnete linke Oberkieferstück (P<sup>2</sup>-M<sup>1</sup> aus Georgensgmünd, BSP AS 17) – den Intentionen dieses Autors folgend – als Lectotypus bezeichnet.

Locus typicus: Georgensgmünd bei Nürnberg in Mittelfranken (Bayern).

Stratum typicum: mittelmiozäne Süßwasserkalke (Rezat-Alt Mühlsee) MN 5 - MN 6.

Stratigrafische Verbreitung: während des Orleaniums und Astaraciums im oberen Untermiozän bis zum unteren Mittelmiozän (MN 4 - MN 6).

Geografische Verbreitung: Zentraleuropa: Sandelzhausen, Langenau (Deutschland), Leoben (Österreich) und Westeuropa: Savigné ?, Bézian à la Romieu ? (Frankreich).

Original-Diagnose: WANG, 1928: 192ff.

Erweiterte Diagnose (Neufassung): HEISSIG 1972: 66.

Revidierte Diagnose: kleinste Form der Teleoceratini mit plumpem Körperbau und stark verkürzten Extremitäten (Vorderextremität vierzehig). Stark durchgebogenes Schädelprofil mit verkürzten, steil nach vorn ansteigenden Nasalia und einem relativ starken Horn zumindest im männlichen Geschlecht. Starker Geschlechtsdimorphismus bei unteren und oberen Incisiven: I<sub>2</sub> fast waagrecht im Kiefer steckend und stark nach oben gekrümmt. I<sup>1</sup> mit typischer, nur bei dieser Gattung auftretender Form: Wurzel sehr kurz, Krone posterolabial verbreitert, auffällig niederkrönig, bei den Weibchen bohnenförmig.

Obere Prämolaren: vordere und hintere Protoconusfurchen deutlich, Crochet meist als mehrfacher Sporn ausgebildet; P<sup>2</sup> merklich reduziert. Obere Molaren: Ausbildung einer hinteren Hypoconusfurchen, Crochet als einfacher Sporn ausgebildet, Parastyl kurz. Untere Prämolaren: P<sub>2</sub> stark verkürzt; P<sub>1</sub> sehr reduziert, klein, kegelförmig, einwurzelig, nicht persistent, sitzt niedriger als die Kaufläche der übrigen Zähne. Untere Molaren mit tiefer und markanter Außenfurchen. Generell starke Anwachsstreifung am Schmelz bei oberen sowie unteren Prämolaren und Molaren.

### 3.1.3 Historischer Überblick zu *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)

WANG (1928: 191) stellt in seiner Beschreibung der obermiozänen Rhinocerotiden von Bayern die neue Art *Dicerorhinus* (*Ceratorhinus*) *germanicus* an Fundstücken aus Georgensgmünd auf. WANG (1929) erwähnt auch in seinem Werk über die fossilen Rhinocerotiden des Wiener Beckens seine neue Art *germanicus*, die einen ähnlichen Zahnbau wie die in Bayern gefundenen Stücke aufweist. In der Arbeit von MÖTTL (1970) über Säugetierfundstellen in Österreich ist die Rede von einer „*Dicerorhinus sansaniensis-germanicus* Gruppe“; da die Nashörner jedoch nicht näher beschrieben sind und auch keine Abbildungen gezeigt werden, bleibt offen, um welche Gattungen es sich genau handelt.

HEISSIG (1972: 65) trennt in einer ersten Beschreibung der Rhinocerotiden von Sandelzhausen die Typusart *germanicus* von der Gattung *Dicerorhinus* GLOGER, 1841, um sie einer neuen Gattung, *Brachypodella germanica*, zuzuordnen. Der Name *Brachypodella* mußte jedoch durch *Prosantorhinus* HEISSIG, 1974 ersetzt werden, da das Taxon präokkupiert war (*Brachypodella* BECK, 1837 [Gastropoda]).

GUIRIN (1980, 1988) erwähnt in seiner ausführlichen Beschreibung der Nashörner des Obermiozäns und Pleistozäns in Westeuropa die Gattung cf. *Prosantorhinus* sp. D aus Montredon (MN 10) als letzten europäischen Repräsentanten einer Gattung, die vor allem aus dem Mittelmiozän Deutschlands bekannt ist. Er erkennt zwar diese Gattung an, hat aber einige Bedenken bezüglich der Zuordnung. GUIRIN hat Reste dieses Tieres nicht an anderen Fundstellen gefunden; er ist sich jedoch sicher, daß es sich um den jüngsten Repräsentanten dieser Gattung handelt.

ANTUNES & GINSBURG (1983) beschreiben die miozänen Rhinocerotiden aus der Region um Lissabon im Tejo-Becken; sie erwähnen die Art *Prosantorhinus* cf. *germanicus*, die im oberen Burdigal in Portugal noch im ursprünglichen Zustand auftritt und auch im mittleren und oberen Burdigal in Frankreich vorkommt. Die Autoren sehen *Prosantorhinus* cf. *germanicus* als Immigranten aus dem Osten an, der als Migrationsroute die Europäische Plattform benutzte (deshalb in Deutschland und Frankreich gut repräsentiert ist), bevor er die Iberische Halbinsel erreichte.

Im Rahmen seiner Beschreibung der Rhinocerotidae der OSM stellt HEISSIG (1984) die Art *Prosantorhinus germanicus* in die Unterfamilie Aceratheriinae und zum Tribus der Teleoceratini. Er erwähnt, daß die Gattungen *Prosantorhinus* und *Brachypotherium* sehr verschiedenen Zweigen dieses Tribus angehören und sich im Untermiozän voneinander getrennt haben; *Prosantorhinus* ist näher mit der amerikanischen Gattung *Teleoceras* verwandt.

Diskussion: Bei den von ZDARSKY (1909: Taf. 6, Abb. 6, 7, 9) als *Rhinoceros* (*Ceratorhinus*) *sansaniensis* abgebildeten Zähnen aus Leoben (Steiermark) handelt es sich nach Meinung der Autorin um *Prosantorhinus germanicus*, da die Zähne kleiner sind als die von *Prosantorhinus douvillei* und Cingula zeigen. Aus Leoben liegen relativ viele Zahnreste von *Prosanto-*

*rhinus germanicus* vor; *Lartetotherium sansaniense* ist hingegen an den Fundstellen, wo die Art auftritt, sehr gering repräsentiert. Außerdem spricht auch die Morphologie der abgebildeten Zähne für eine Zuordnung zu *Prosantorhinus germanicus*, da *Lartetotherium sansaniense* z. B. gar kein Innencingulum an den oberen Molaren besitzt.

WANG (1928) beschreibt den für diese neue Art *Dicerorhinus* (*Ceratorhinus*) *germanicus* so stark ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus der unteren Incisiven ( $I_1$ ) und erwähnt, daß das Cingulum der unteren Backenzähne sehr schwach ist oder ganz fehlt und die Zähne deshalb leicht von „*Aceratherium*“ *tetradactylum* zu unterscheiden sind. WANG führt an, daß von *Dicerorhinus* zwar mehrere Arten vorhanden, die bekannten aber nur *germanicus* und *simorreensis* sind. Er geht davon aus, daß sich die unter der Subfamilie Dicerotes aufgeführten Arten in mehreren unabhängigen Ästen entwickelt haben, die von einer gemeinsamen, noch unbekanntem Stammform ausgehen. Diese voneinander unabhängigen Äste umfassen seiner Meinung nach die Arten a) *lgericus*-(*austrica*)-*simorreensis-bevederensis*, b) *tagicus*, *germanicus*, c) *sansaniensis*, *schleiermacheri*. Des Weiteren erwähnt WANG, daß *Diceratherium douvillei* eine sehr enge Verwandtschaft mit *germanicus* haben dürfte, da beide Formen einen sehr ähnlichen Zahnbau besitzen. Dazu bemerkt HEISSIG (1972: 66) „WANG stellt seine neue Art aus nicht näher bezeichneten Gründen zu *Dicerorhinus* und folgert daraus, daß die kleinen plumpen Extremitätenknochen von Georgensgmünd nicht zu dieser Gattung gehören können, da *Dicerorhinus* keine plumpen Extremitäten hat.“ WANG ordnet deshalb seine Reste mit erheblichen Zweifeln „*Diceratherium stemheimense*“ zu. Durch die neuen Funde aus Sandelzhausen wurde inzwischen durch HEISSIG (mündl. Mitt.) belegt, daß die plumpen kleinen Extremitätenknochen und die als „*germanicus*“ bezeichneten Zähne mit den kräftigen oberen Incisiven zu *Prosantorhinus germanicus* und damit zu den Teleoceratini gehören.

ROMAN & VIRET bilden 1934 in ihrer Beschreibung der Säugetierfauna von La Romieu unter dem Gattungsnamen *Ceratorhinus tagicus* Zähne ab (Taf. 9, Fig. 9, 11), bei denen es sich nach Meinung der Autorin auf Grund der metrischen und morphologischen Merkmale um *Prosantorhinus germanicus* handelt.

CERDEÑO & ALCALA stellen 1989 anhand von Knochenresten des Ober-Vallesiums aus Teruel (Spanien) die neue Art *Aceratherium alfambrense* auf, die sehr nahe verwandt ist mit *A. simorreense*. Die Autoren bezweifeln, ob es sich bei den von GUIRIN (1980, 1988) als cf. *Prosantorhinus* sp. D bestimmten Resten aus Montredon (MN 10) wirklich um diese Art handelt. CERDEÑO & ALCALA sprechen sich eher für eine Einordnung der Reste aus Montredon in *Aceratherium alfambrense* aus – das Material muß jedoch zunächst überprüft werden. In neueren Arbeiten stellt CERDEÑO (1989, 1992a, 1996) das Auftreten von *Prosantorhinus* sp. A in Buñol (Spanien, MN 4) fest. Die Autorin nimmt auch an, daß es sich bei „*Gambatherium rexmanuelli*“ aus Lissabon aufgrund von Ähnlichkeiten im posterianalen Skelett um ein Synonym von *Prosantorhinus* (wahrscheinlich um die größere Art *P. douvillei*) handelt. Des Weiteren werden die Reste aus Montredon (MN 10),

die GUERIN (1980, 1988) als cf. *Prosantorhinus* sp. klassifiziert hat, als *Aceratherium alfambrense* bestimmt (CERDENO & ALCALA 1989) und somit die zeitliche Verbreitung von *Prosantorhinus* wieder auf Unter- und Mittelmiozän eingeschränkt.

Das kleine Nashorn aus La Grive St. Alban (Frankreich, MN 7/8) scheint nach CERDENO (1996) eine letzte Form der Gattung *Prosantorhinus* zu sein und wird von ihr als *Prosantorhinus* sp. B klassifiziert. Sie bemerkt jedoch, daß es sich bei *Prosantorhinus* sp. A aus Buñol und bei *Prosantorhinus* sp. B aus La Grive um Formen handelt, die nicht gut genug repräsentiert sind um eine angemessene Bestimmung zu erlauben.

Die Autorin weist darauf hin, daß die Beschreibung von Extremitätenresten das Ziel dieser Arbeit übersteigt und deshalb keine Stellung zu den von GLERIN, CERDENO & ALCALA und CERDENO erwähnten Extremitätenresten genommen werden kann. Somit bleibt dies der Stand der Diskussion über die südwestlichen Formen aus MN 7 - MN 10.

### 3.1.4 Obere Molaren

Materialliste der 134 oberen Molaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

40	M <sup>1</sup>	BSP 1959 II 2971, 2973-2985, 2989-2992, 2997, 2999, 3002-3010, 3012-3015, 3099, 3100, 4512, 4531, 4541, 4554, 4564
12	M <sup>1</sup>	BSP 1959 II 2970, 2972, 2986, 2988, 2995, 2996, 2998, 3000, 3001, 3011, 3101, 4560 (fragm.)
25	M <sup>2</sup>	BSP 1959 II 2659, 2668-2670, 2673-2674, 2676-2678, 2680-2681, 2683-2686, 2688, 2691-2693, 2698, 2704, 2705, 2709, 4538, 4563
19	M <sup>2</sup>	BSP 1959 II 2636, 2637, 2642, 2660, 2667, 2671, 2672, 2675, 2679, 2682, 2689, 2690, 2695, 2696, 3102, 4504, 4545, 4558, 4561 (fragm.)
24	M <sup>1</sup>	BSP 1959 II 2635, 2638-2641, 2645-2646, 2648-2650, 2652, 2654, 2655, 2657, 2658, 2662, 2687, 2694, 2697, 2700, 2701, 2708, 4540, 4562
14	M <sup>1</sup>	BSP 1959 II 2643, 2644, 2647, 2651, 2653, 2661, 2663-2666, 2689, 2699, 4517, 4492 (fragm.)

#### Morphologische Merkmale und Variabilität am M<sup>1</sup> von *Prosantorhinus germanicus* (Abb. 14, Taf. 3, Fig. 9-12, Tab. 1-5)

Der letzte obere Backenzahn ist recht klein und kurz und im frischen Zustand relativ hoch (Abb. 14; Taf. 3, Fig. 9-12). Die an der Externseite zwischen Parastyl und Paraconus liegende Parastylfurche ist bei *Prosantorhinus germanicus* verschiedenartig ausgebildet: direkt an und etwas oberhalb der Schmelzbasis ist sie als Furche noch nicht erkennbar, sie ist dort sehr breit und U-förmig. Etwa 1 cm oberhalb der Basis ist die Parastylfurche dann oft V-förmig tief und markant, in der Regel aber – besonders im mittleren Teil der Externseite – weit und U-förmig bis etwa 1 cm unterhalb der Kaufläche entwickelt. Es gibt jedoch auch Zähne, bei denen sie von der Schmelzbasis bis zur Kaufläche durchgehend tief und V-förmig ausgebildet ist. Parastyl, Paraconus und Parastylfurche sind oben leicht nach posterior gebogen.

Nicht immer ist der Paraconus stärker als das Parastyl ausgebildet: es gibt Zähne, bei denen beide Wülste gleich stark hervortreten. Der Paraconus ist jedoch insgesamt breiter und endet auch okklusal breit gerundet, wohingegen das Parastyl

schmäler ausgebildet ist und okklusal immer zugespitzt ausläuft. Vom Paraconus geht der Ectoloph direkt in den Metaloph über, d. h. diese beiden, zu einem Joch verschmolzenen Elemente bilden die posteriore Seite des Zahnes. Dort tritt das Mesostyl etwas oberhalb der Schmelzbasis als schwacher, flacher und breit-gerundeter Wulst bei den meisten Zähnen in Erscheinung und läuft bei unabgekauten Zähnen okklusal zugespitzt aus.

Der Metaconus und die Postfossette fehlen am letzten Molaren; der Hinterrand der Postfossette bleibt aber als postero-linguale Cingulumleiste erhalten. Diese tritt nur als kurze schräge Kante oder als Wulst in Erscheinung, die an der Basis des Hypoconus ein Stück in Richtung Kaufläche zieht. Der postero-linguale Cingulum-Wulst ist immer ausgebildet und kann in ganz seltenen Fällen auch übergehen in einen zarten Saum, der direkt an der Basis ein Stück weiter entlang der posterioren Seite in Richtung auf den Paraconus zu verfolgen ist. Die postero-linguale Cingulum-Leiste ist nie mit dem lingualen Cingulum verbunden. Dieses beschränkt sich hauptsächlich auf die Ausbildung eines mehr oder weniger großen Zapfens oder Riegels zwischen Protoconus und Hypoconus

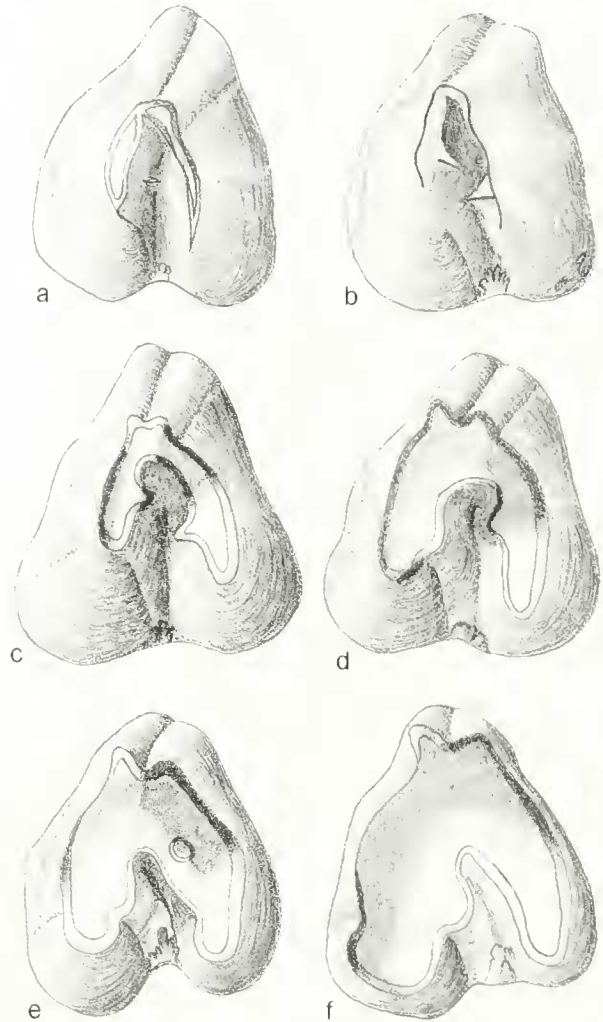





Abb. 14: *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, M<sup>1</sup> sin. a: BSP 1959 II 2991; b: BSP 1959 II 2976; c: BSP 1959 II 2981; d: BSP 1959 II 2974; e: BSP 1959 II 2971; f: BSP 1959 II 2978.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
M <sup>3</sup> b1	42	33,0	45,0	12,0	39,8	2,4	6,0	0,37	0,9
M <sup>3</sup> b2	41	36,0	45,0	9,0	40,9	2,2	5,4	0,35	0,8
M <sup>3</sup> l	44	29,0	40,0	11,0	35,3	2,3	6,5	0,34	1,0

Tab. 1: Statistische Kenngrößen zur vorderen Breite (b1), Diagonallbreite (b2) und Länge (l) des letzten oberen Molaren M<sup>3</sup> von *Prosantorhynchus germanicus* (WANG, 1928).

am Ausgang des Medisinus. Nur bei einigen wenigen Zähnen läuft das Cingulum zu beiden Seiten des lingualen Zapfens als wulstartiger Saum nahe der Schmelzbasis ein Stück am Protoconid und Hypoconid weiter. Die Hauptgrube, der Medisinus, ist im zentralen Teil des Zahnes schmal und eng, öffnet sich dann weit nach lingual und endet im lingualen zap-

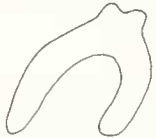



fen- oder riegelförmigen Cingulum. An der anterioren Seite ist das Cingulum immer als leicht geschwungener, von lingual nach labial schwach aufsteigender kräftiger Saum, ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, doch besonders im labio-anterioren Bereich nahe des Parastyls durch die Druck-usur des Nachbarzahnes abgenutzt.

Merkmalsausprägung	Schema	K	M <sup>3</sup>
A		27	p <sub>o</sub> =82% 69% p <sub>u</sub> =52%
B		10	p <sub>o</sub> =41% 26% p <sub>u</sub> =13%
C		2	p <sub>o</sub> =17% 5% p <sub>u</sub> =1%
		n=39	

Tab. 2: Merkmalskomplex: Crochetgegenfalte am M<sup>3</sup> von *Prosantorhynchus germanicus* (WANG, 1928)

- A Eine Crochetgegenfalte ist nicht ausgebildet.
- B Eine Crochetgegenfalte ist ausgebildet.
- C Crochet und Crochetgegenfalte sind als Brücke verschmolzen.





Merkmalsausprägung	Schema	K	M <sup>3</sup>
A		13	p <sub>o</sub> =48% 32,5% p <sub>u</sub> =18%
B		25	p <sub>o</sub> =77% 62,5% p <sub>u</sub> =45%
C		1	p <sub>o</sub> =13% 2,5% p <sub>u</sub> =0%
D		1	p <sub>o</sub> =13% 2,5% p <sub>u</sub> =0%
		n=40	

Tab. 3: Merkmalskomplex: Crochet am M<sup>3</sup> von *Prosantorhynchus germanicus* (WANG, 1928)

- A Das Crochet fehlt.
- B Das Crochet ist als einfacher Sporn ausgebildet
- C Das Crochet ist als mehrfacher Sporn ausgebildet.
- D Das Crochet ist mit der Crista zu einer Brücke verschmolzen.





Merkmalsausprägung	Schema	K	M <sup>3</sup>	
A		30	97%	p <sub>o</sub> =99% p <sub>u</sub> =82%
B		1	3%	p <sub>o</sub> =17% p <sub>u</sub> =0%
		n=31		



Tab. 4: Merkmalskomplex: linguales Cingulum am M<sup>3</sup> von *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)

- A Das linguale Cingulum ist als Zapfen zwischen Protoconus und Hypoconus am Ausgang des Medisinus ausgebildet.
- B Das linguale Cingulum ist als Zapfen zwischen Protoconus und Hypoconus ausgebildet und läuft als wulstartiger Saum nahe der Basis von Protoconid und Hypoconid weiter.

Merkmalsausprägung	Schema	K	M <sup>3</sup>	
A		36	90%	p <sub>o</sub> =97% p <sub>u</sub> =76%
B		4	10%	p <sub>o</sub> =24% p <sub>u</sub> =3%
		n=40		



Tab. 5: Merkmalskomplex: posteriores Cingulum am M<sup>3</sup> von *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)

- A Das posteriore Cingulum ist als postero-lingualer, mehr oder weniger starker Wulst an der Basis des Hypoconus ausgebildet.
- B Das posteriore Cingulum ist als zarter Saum nahe der Basis und als postero-lingualer, mehr oder weniger starker Wulst an der Basis des Hypoconus ausgebildet.

Das vordere Querjoch, der Protoloph, ist beim M<sup>1</sup> kürzer als beim M<sup>2</sup> und verbreitert sich nach lingual bis zum Protoconus. Von der Basis bis etwa auf halbe Höhe wird der Protoconus durch zwei markante Furchen, vordere und hintere Protoconusfurchen, stark abgeschnürt, so daß er dadurch – ebenso wie das Antecrochet – bauchig hervortritt. Meist sind vordere und hintere Protoconusfurchen sehr tief und V-förmig ausgebildet, es treten aber auch rundlich U-förmige Furchen auf. Eine hintere Hypoconusfurchen am M<sup>3</sup> ist nie, eine vordere gelegentlich vorhanden, dann aber nur als schwache, ganz kurze Rinne direkt an der Basis des Hypoconus.

Sekundärelemente: eine Crista ist am M<sup>1</sup> nur an einem Zahn beobachtet worden. Bei diesem Exemplar ist die Crista mit dem Crochet zu einer Brücke verschmolzen und es kommt zur Bildung einer Medifossette. Das Crochet ist an fast allen

Zähnen als einfacher Sporn ausgebildet, kann aber auch ganz fehlen; ein einziger Zahn weist am Crochet einen kleinen Nebensporn auf. Eine Crochet-Gegenfalte ist meistens nicht ausgebildet, kann aber gelegentlich auftreten und dann auch mit dem Crochet zu einer Brücke verschmelzen.

#### Morphologische Merkmale und Variabilität an M<sup>2</sup> und M<sup>1</sup> von *Prosantorhinus germanicus* (Abb. 15-19, Tab. 6-14)

Gemeinsamkeiten: Die Parastylfurchen sind immer V-förmig, tief und markant direkt an der Schmelzbasis oder auch etwas oberhalb davon ausgebildet und verläuft fast bis zur Kaufläche. Das Parastyl ist basal ein breit gerundeter Wulst, der ab der Mitte des Zahnes bis zur Kaufläche als scharfer Grat

	Winkel zwischen Metastyl und Hypoconus	Inneningulum	Umriß	lingualer Abstand zwischen Protoconus und Hypoconus	Außeningulum	Metaconus	Crochetgegenfalte
M <sup>2</sup>	< 45°	als Zapfen vorhanden	Quadratisch L ≅ B	U-förmig und weit	wenn vorhanden dann nur als schwacher Saum an der Basis	nur sehr schwach geknickt	gelegentlich vorhanden
M <sup>1</sup>	> 45°	fehlt	rechteckig L ≠ B	V-förmig und eng	meist als stärkere Leiste direkt an der Basis, das Mesostyl mündet basal oft in einen Zapfen des Außeningulums	etwas starker geknickt	fehlt

Tab. 6: Die wichtigsten morphologischen Unterscheidungskriterien von M<sup>2</sup> und M<sup>1</sup> bei *Prosantorhinus germanicus*.

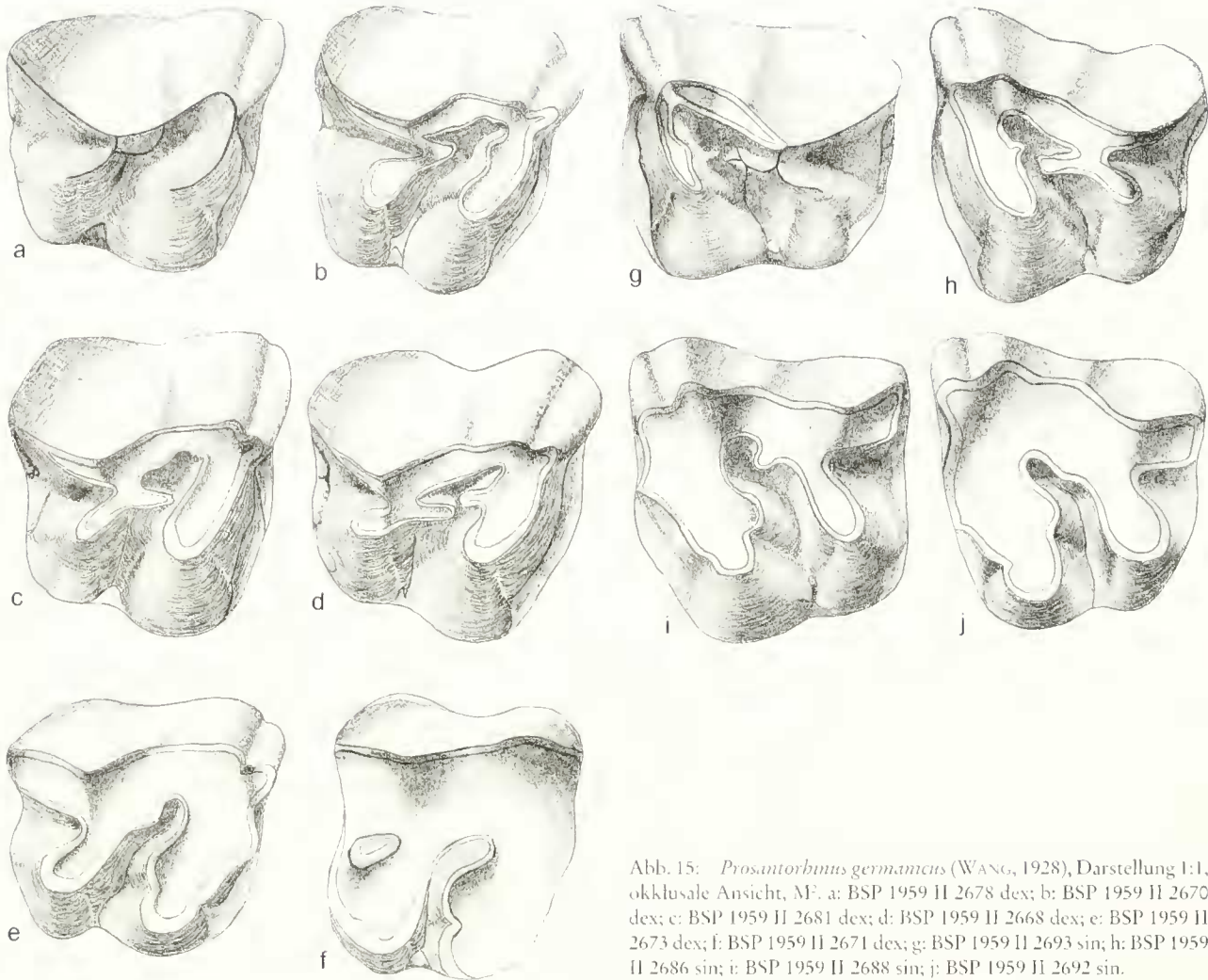


Abb. 15: *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, MF. a: BSP 1959 II 2678 dex; b: BSP 1959 II 2670 dex; c: BSP 1959 II 2681 dex; d: BSP 1959 II 2668 dex; e: BSP 1959 II 2673 dex; f: BSP 1959 II 2671 dex; g: BSP 1959 II 2693 sin; h: BSP 1959 II 2686 sin; i: BSP 1959 II 2688 sin; j: BSP 1959 II 2692 sin.

verläuft. Der Paraconus ist ein – an der Basis noch schwacher, dann breiter starker Wulst, der okklusal gerundet ausläuft. Parastyl, Paraconus und Parastylfurchen sind manchmal asymmetrisch nach vorn geneigt. Das Mesostyl ist bei fast allen Zähnen als flacher, nach okklusal hin spitz auslaufender, zur Schmelzbasis als breit-gerundeter Wulst auf der gesamten Externseite ausgebildet und endet basal in einem kleinen Zapfen des Außencingulums. Bei einigen Zähnen ist das Mesostyl auch nur von der Kaufläche bis zur Hälfte der Außenwand vorhanden oder fehlt ganz.

Die Postfossette ist okklusal dreieckig, basal schlitzförmig und tief. Das posteriore Cingulum ist immer als breite wellenförmige Leiste weit oberhalb der Basis von der labialen bis zur lingualen Seite durchgehend vorhanden, aber in der Mitte der Postfossette basalwärts eingekerbt.

Die beiden Querjoch Metaloph und Protoloph liegen bei abgekauten Zähnen parallel, bei frischen Zähnen divergieren sie, d. h. der Metaloph ist weiter nach hinten gedreht. Am kürzeren und schmaleren Metaloph sind an der Basis zwei Furchen ausgebildet: die markante vordere Hypoconusfurchen ist V-förmig und tief bei allen Zähnen zu erkennen; sie zieht meist von der Basis bis zur halben Höhe des Zahnes. Bei einigen Zähnen ist sie auch rundlich, schwächer und nur direkt an der Basis vorhanden. Die hintere Hypoconusfurchen ist auch bei fast allen Zähnen ausgebildet, aber verschiedenartig; sie kann von der Basis als tiefe V-förmige Furchen ein paar mm Richtung Kaufläche ziehen und den Fuß des Hypoconus somit rundlich einschnüren. Sie endet immer im lingualen Teil des posterioren Cingulums und kann auch mit diesem nur eine kleine dreieckige Einstülpung bilden. Die hintere Hypoconusfurchen kann auch nur als leichte Eindellung oberhalb des

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	+ s [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
M <sup>1</sup>	28	30,0	39,0	9,0	35,4	2,3	6,5	0,44	1,2
M <sup>2</sup>	35	34,0	41,0	7,0	38,1	1,7	4,4	0,28	0,7

Tab. 7: Statistische Kenngrößen zur Länge der oberen Molaren (M<sup>1</sup>, M<sup>2</sup>) von *Prosantorhinus germanicus*.

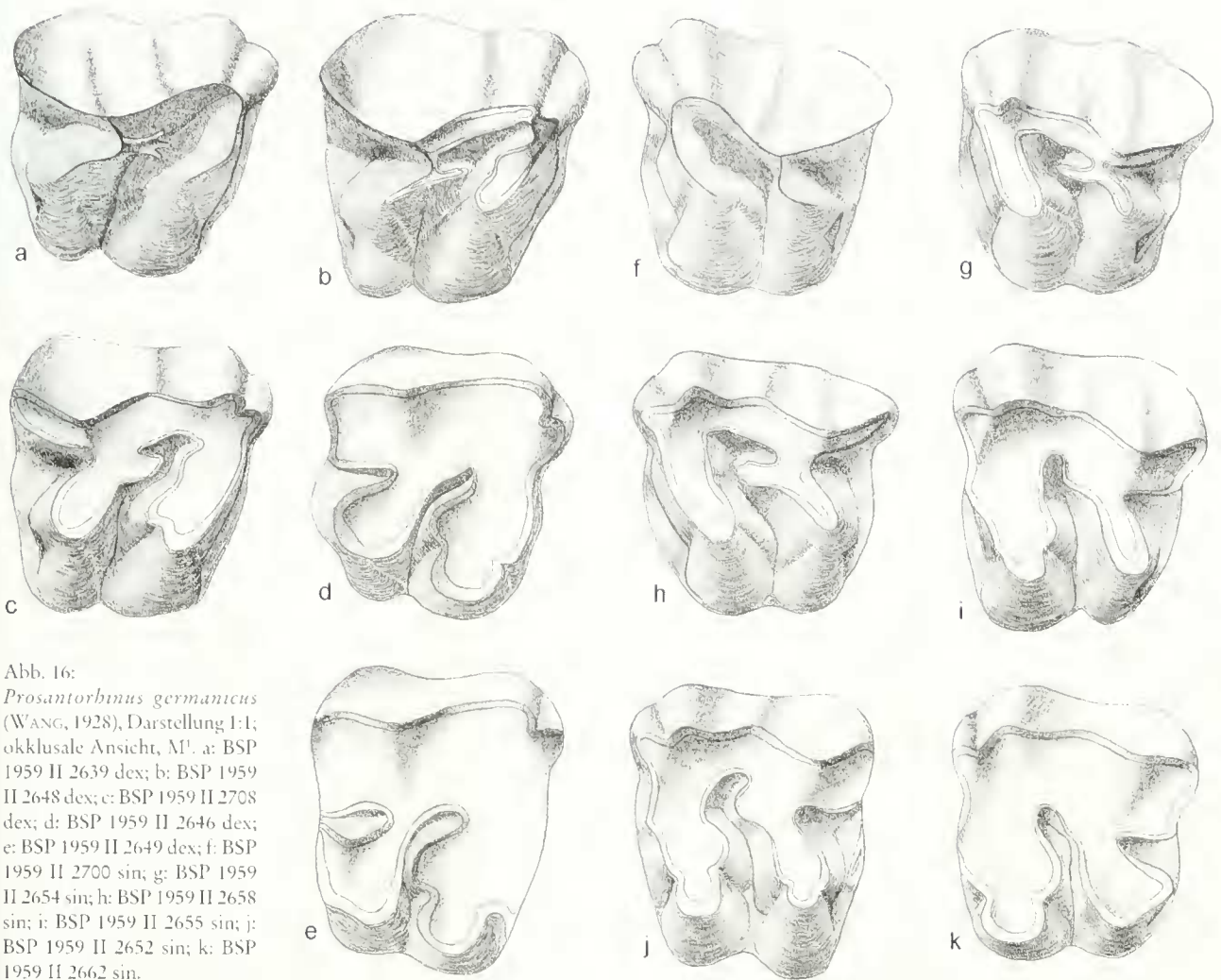


Abb. 16:  
*Prosantorhinus germanicus*  
(WANG, 1928), Darstellung 1:1;  
okklusale Ansicht, M<sup>1</sup>. a: BSP  
1959 II 2639 dex; b: BSP 1959  
II 2648 dex; c: BSP 1959 II 2708  
dex; d: BSP 1959 II 2646 dex;  
e: BSP 1959 II 2649 dex; f: BSP  
1959 II 2700 sin; g: BSP 1959  
II 2654 sin; h: BSP 1959 II 2658  
sin; i: BSP 1959 II 2655 sin; j:  
BSP 1959 II 2652 sin; k: BSP  
1959 II 2662 sin.

postero-lingualen Cingulums auftreten oder in seltenen Fällen auch ganz fehlen. Das vordere Querjoch, der Protofloh, ist breiter und etwas länger als der Metaloph. Der Protoconus ist basal breit gerundet, wird dort durch zwei markante Furchen eingeschnürt und verjüngt sich nach okklusal.


Die Protoconusfurchen sind stärker ausgebildet als die Hypoconusfurchen. Vordere und hintere Protoconusfurchen sind immer V-förmig und tief ausgeprägt und verlaufen von der Basis in Richtung Kaufläche bis etwa zur halben Höhe des Zahnes. Durch die starke hintere Protoconusfurchen baucht sich das Antecrochet weit ausladend in den Medisinus. Besonders bei stark abgekauten Zähnen ist die rundliche Absehnürung von Protoconus und Antecrochet deutlich sichtbar. Die vordere Protoconusfurchen endet stets im lingual auslaufenden anterioren Cingulum. Dieses ist immer als starke, mehrfach

geschwungene, von lingual nach labial leicht aufsteigende Wellenlinie in der Mitte der anterioren Zahnseite ausgebildet. Das anteriore Cingulum ist jedoch besonders im labio-anterioren Bereich nahe des Parastyls durch die Druckkurve des Nachbarzahnes stark abgenutzt.

Unterschiede: Der zweite obere Molar ist außen etwa so lang wie breit, hat aber wegen der verschiedenen Längen innen und außen meist einen trapezoiden Umriß. Der vorderste Molar ist etwas kleiner, kürzer und relativ breiter als der M<sup>2</sup>, der Umriß ist deshalb eher rechteckig. Am M<sup>1</sup> sind Parastyl und Paraconus gleich hoch ausgebildet; bei M<sup>2</sup> ist der Paraconus breiter und höher. Am M<sup>1</sup> ist die Außenwand nur schwach im Bereich des Metaconus geknickt, so daß das Metastyl nur leicht flügelartig nach labial ausgerichtet ist; bei M<sup>2</sup> ist eine stärkere Knickung im Metaconus-Bereich zu er-

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
M <sup>1</sup>	24	35.0	43.0	8,0	39.1	2,1	5.5	0,44	1,1
M <sup>2</sup>	28	36.0	43.0	7,0	39.6	1,8	4.6	0,35	0,9


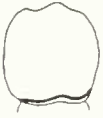
Tab. 8: Statistische Kenngrößen zur Breite der oberen Molaren (M<sup>1</sup>, M<sup>2</sup>) von *Prosantorhinus germanicus*.

Merkmals- ausprägung	Schema	M <sup>2</sup>		M <sup>1</sup>	
		K		K	
A		3	10% p <sub>o</sub> =27% p <sub>u</sub> =3%	13	62% p <sub>o</sub> =63% p <sub>u</sub> =18%
B		26	90% p <sub>o</sub> =97% p <sub>u</sub> =72%	8	38% p <sub>o</sub> =63% p <sub>u</sub> =18%
		n=29		n=21	

Tab.9: Merkmalskomplex:linguales Cingulum am M<sup>1,2</sup> von *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)

- A Ein linguales Cingulum ist nicht ausgebildet.
- B Das linguale Cingulum ist als Zapfen an der Basis zwischen Protoconus und Hypoconus am lingualen Ausgang des Medisinus ausgebildet.





Merkmals- ausprägung	Schema	M <sup>2</sup>		M <sup>1</sup>	
		K		K	
A		6	18% p <sub>o</sub> =33% p <sub>u</sub> =7%	1	5% p <sub>o</sub> =25% p <sub>u</sub> =2%
B		28	82% p <sub>o</sub> =93% p <sub>u</sub> =63%	19	95% p <sub>o</sub> =100% p <sub>u</sub> =75%
		n=34		n=20	

Tab.10: Merkmalskomplex:labiales Cingulum am M<sup>1,2</sup> von *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)

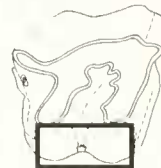
- A Ein labiales Cingulum fehlt.
- B Das labiale Cingulum ist als zarter Saum an der Schmelzbasis ausgebildet.



Merkmals- ausprägung	Schema	M <sup>2</sup>		M <sup>1</sup>	
		K		K	
A		31	97% p <sub>o</sub> =99% p <sub>u</sub> =82%	3	11% p <sub>o</sub> =27% p <sub>u</sub> =2,5%
B		1	3% p <sub>o</sub> =17% p <sub>u</sub> =0%	25	89% p <sub>o</sub> =97% p <sub>u</sub> =73%
		n=32		n=28	

Tab.11: Merkmalskomplex:lingualer Bereich zwischen Protoconus und Hypoconus am M<sup>1,2</sup> von *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)



- A Der linguale Bereich zwischen Protoconus und Hypoconus am Ausgang des Medisinus ist U-förmig und weit.
- B Der linguale Bereich zwischen Protoconus und Hypoconus am Ausgang des Medisinus ist V-förmig und eng.



kennen. Über die Hälfte der zweiten oberen Molaren zeigt keine Metaconusrippe. Ist sie jedoch vorhanden, verläuft sie meistens nur nahe der Kaufläche als schwacher Wulst, selten ist sie stärker ausgebildet und zieht dann von der Kaufläche

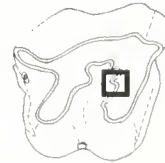
bis zur Hälfte der Außenwand. Am M<sup>1</sup> ist eine Metaconusrippe bis auf wenige Ausnahmen immer vorhanden, meist flach und breit nahe der Kaufläche bis zur Zahnmitte, aber deutlich schmaler und manchmal auch stärker als das Mesostyl.


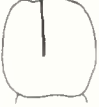
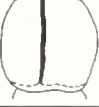


Merkmals- ausprägung	Schema	M <sup>c</sup>			M <sup>1</sup>		
		K			K		
A		28	85%	p <sub>o</sub> =93% p <sub>u</sub> =67%	27	100%	p <sub>o</sub> =100% p <sub>u</sub> =87%
B		5	15%	p <sub>o</sub> =32% p <sub>u</sub> =5%	0	0%	p <sub>o</sub> =13% p <sub>u</sub> =0%
		n=33			n=27		

Tab.12: Merkmalskomplex: Crochetgegenfalte am M<sup>1,2</sup> von *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)

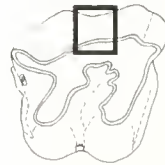
- A Fine Crochetgegenfalte ist nicht vorhanden.  
B Eine Crochetgegenfalte ist vorhanden.



Merkmals- ausprägung	Schema	M <sup>c</sup>			M <sup>1</sup>		
		K			K		
A		2	8%	p <sub>o</sub> =29% p <sub>u</sub> =1.5%	1	7%	p <sub>o</sub> =31% p <sub>u</sub> =0%
B		12	46%	p <sub>o</sub> =67% p <sub>u</sub> =27%	2	13%	p <sub>o</sub> =39% p <sub>u</sub> =2%
C		12	46%	p <sub>o</sub> =67% p <sub>u</sub> =27%	12	80%	p <sub>o</sub> =96% p <sub>u</sub> =52%
		n=26			n=15		

Tab. 13: Merkmalskomplex: Mesostyl am M<sup>1,2</sup> von *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)

- A Das Mesostyl fehlt.  
B Das Mesostyl ist als flacher, schmaler Wulst ausgebildet und verläuft nur von der Kaufläche bis zur Hälfte der Außenwand des Zahnes, nicht bis zur Basis.  
C Das Mesostyl ist als flacher, breit-gerundeter Wulst nahe der Kaufläche auf der Labialseite ausgebildet und endet basal in einem kleinen Zapfen des Außencingulums.

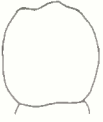
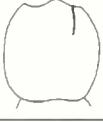



Bei fast allen M<sup>2</sup> ist das labiale Cingulum als zarter Saum direkt an der Schmelzbasis ausgebildet, manchmal fehlt es auch ganz. Am M<sup>1</sup> fehlt ein labiales Cingulum nur an ganz wenigen Zähnen; meistens ist es – stärker als bei M<sup>2</sup> – als deutliche Leiste direkt an der Basis erkennbar. Etwa in der Mitte dieses Cingulums befindet sich eine kleine zapfenartige Verlängerung nach okklusal, die manchmal mit dem Mesostyl verbunden ist. Am M<sup>1</sup> ist das posteriore Cingulum im Bereich der Postfossette tiefer und markanter basalwärts eingekerbt als am M<sup>2</sup>.

Die Hauptgrube, der Medisinus, ist bei M<sup>2</sup> V-förmig und tief, wird nach lingual etwas breiter und endet im lingualen Cingulum. Am M<sup>1</sup> ist der Medisinus nicht nur im zentralen Teil des Zahnes eng und tief, sondern auch im lingualen Bereich, wo er direkt an der Basis ausläuft. Das linguale Cingulum ist bei M<sup>2</sup> nur als kleiner Zapfen an der Basis zwischen Protoconus und Hypoconus im Ausgang des Medisinus ausgebildet, selten fehlt es ganz. Der linguale Bereich zwischen

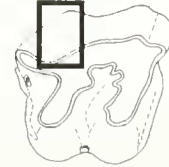
Protoconus und Hypoconus ist weit und U-förmig, d. h. es bleibt Platz für den schon erwähnten lingualen Cingulumzapfen. Da am M<sup>1</sup> der Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus sehr eng ist, bleibt wenig Platz für die Bildung eines lingualen Cingulums. Dieses fehlt am M<sup>1</sup> oft, da sich Hypoconus und Protoconus basal berühren.

Sekundärelemente am M<sup>2</sup>: eine Crista ist nur an einem M<sup>2</sup> als rundlich-länglicher, in den Medisinus vorspringender Sporn beobachtet worden. Eine Crochetgegenfalte ist nur an fünf M<sup>2</sup> vorhanden, an denen sie einen schmalen kleinen rundlichen Sporn bildet, der nahe an das Crochet heranreicht, aber nie mit diesem verschmilzt. Das Crochet ist am M<sup>2</sup> bis auf wenige Ausnahmen immer als länglich-runder, einfacher oder auch zugespitzter Sporn vorhanden; nur an einem M<sup>2</sup> ist das Crochet als mehrfacher Sporn ausgebildet. Verschmelzungen zwischen den drei Sekundärelementen und die damit verbundene Bildung einer Medifossette treten am M<sup>2</sup> nicht auf.

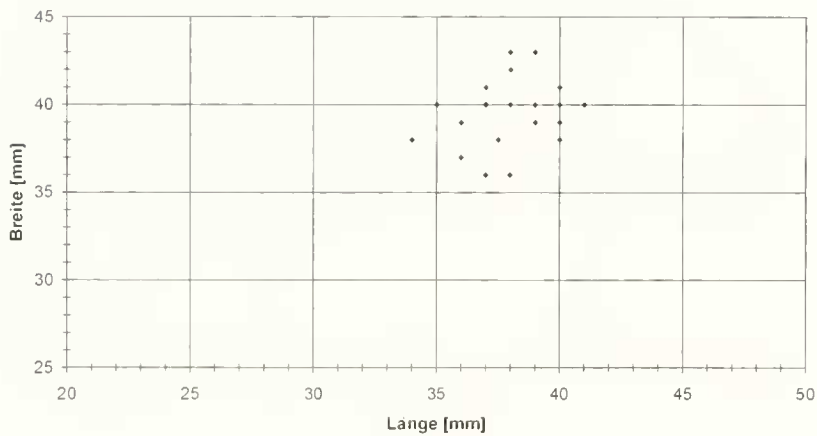
Merkmalsausprägung	Schema	M <sup>2</sup>		M <sup>1</sup>	
		K		K	
A		16	55% p <sub>o</sub> =74% p <sub>u</sub> =36%	2	13% p <sub>o</sub> =39% p <sub>u</sub> =2%
B		10	35% p <sub>o</sub> =53% p <sub>u</sub> =18%	10	67% p <sub>o</sub> =87% p <sub>u</sub> =37%
C		3	10% p <sub>o</sub> =27% p <sub>u</sub> =2,5%	3	20% p <sub>o</sub> =47% p <sub>u</sub> =5%
		n=29		n=15	

Tab. 14: Merkmalskomplex: Metaconusrippe am M<sup>1,2</sup> von *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)

- A Die Metaconusrippe fehlt.  
 B Die Metaconusrippe ist nahe der Kaufläche als schwacher Wulst auf der Labialseite ausgeprägt.  
 C Die Metaconusrippe ist nahe der Kaufläche als stärkerer Wulst ausgeprägt und verläuft von der Kaufläche bis zur Hälfte der Außenwand.



M2, N=26



M1, N=24

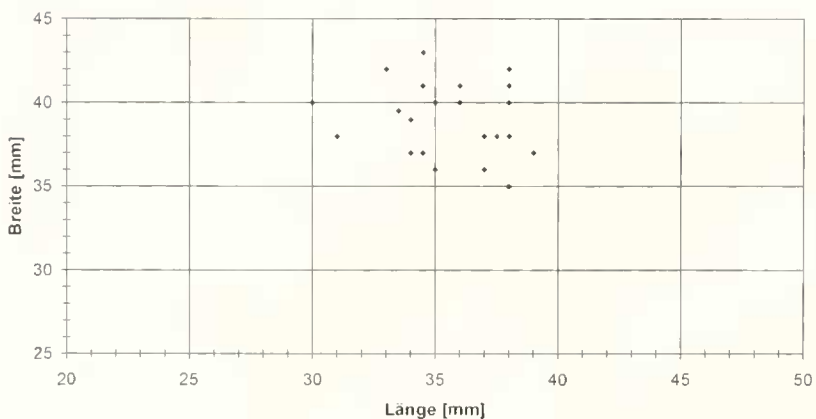


Abb. 17: Streudiagramme zur Breite und Länge der oberen Molaren von *Prosantorhinus germanicus*: Die beiden oberen Molaren M<sup>1</sup> und M<sup>2</sup> unterscheiden sich kaum in der Breite, differieren aber etwas in den Längenwerten.

Sekundärelemente am  $M^1$ : Crista und Crochetge-  
genfalte treten nie auf, das Crochet ist fast immer vorhanden:  
meist als schmaler, länglich-gerundeter, einfacher Sporn,  
manchmal auch breit-gerundet und kurz, in seltenen Fällen  
fehlt es ganz. Nur an einem Zahn tritt ein mehrtaucher Crochet-  
Sporn auf.

### 3.1.5 Obere Prämolaren

Materialliste der 180 oberen Prämolaren (Anzahl, Zahn-  
position, Slg.-Nr.):

19 P<sup>4</sup> BSP 1959 II 2702, 2707, 2919, 2924, 2929, 2932, 2938, 2940,  
2947, 2952, 2960, 2962, 2965-2967, 2969, 4514, 4557, 4567

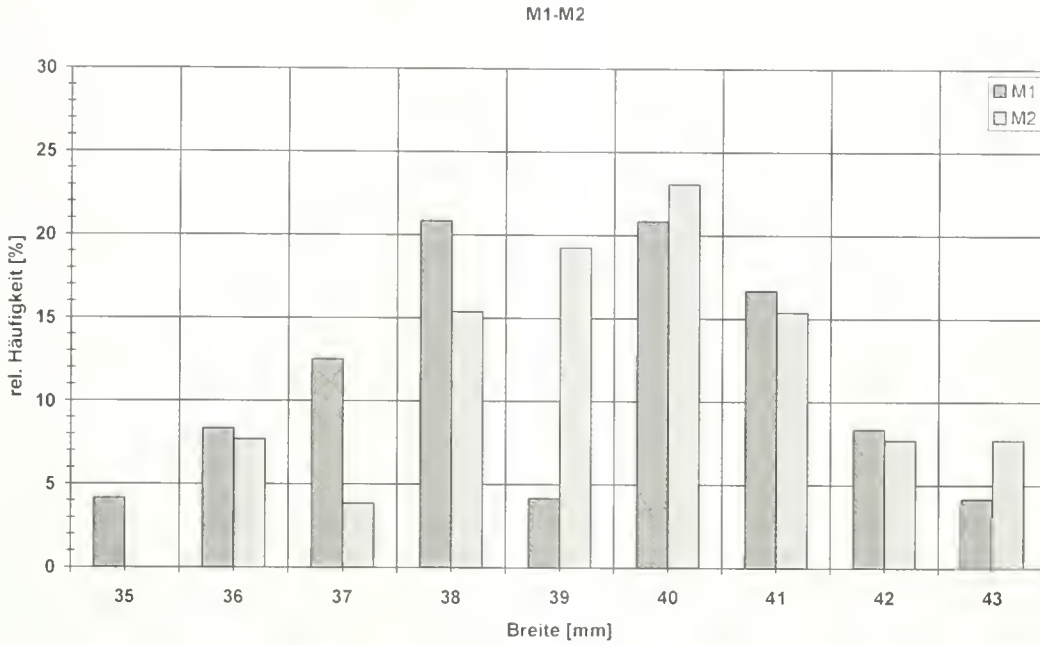


Abb. 18: Häufigkeitsverteilung zur Breite der oberen Molaren  $M^{1-2}$  von *Prosantorhinus germanicus*.

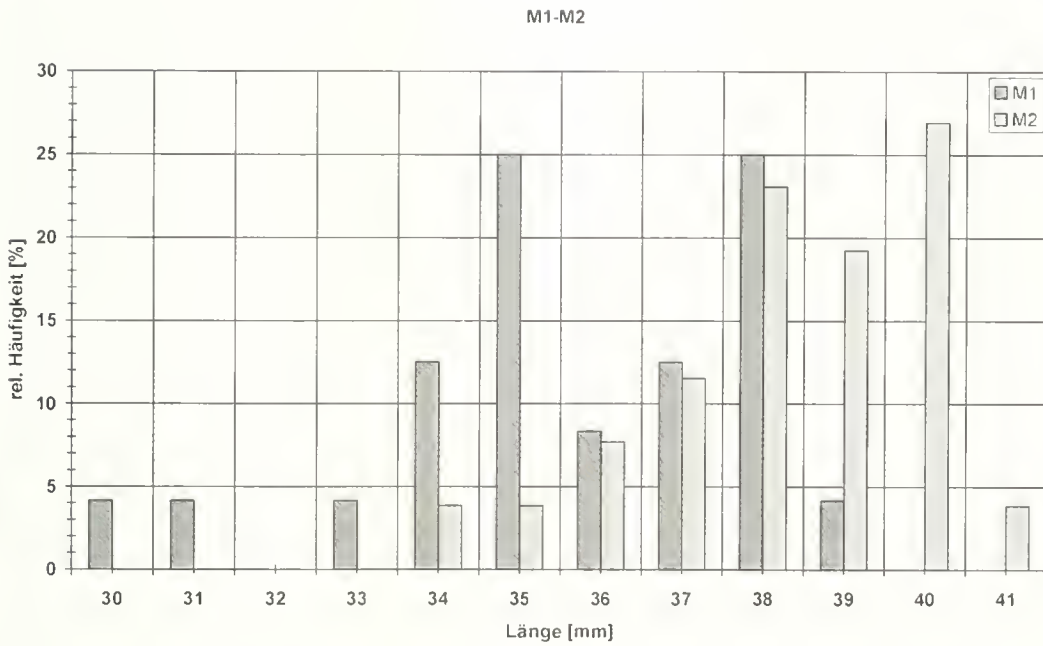


Abb. 19: Häufigkeitsverteilung zur Länge der oberen Molaren  $M^{1-2}$  von *Prosantorhinus germanicus*.

- 39 P<sup>4</sup> BSP 1959 II 1918, 2920-2923, 2925-2928, 2930, 2931, 2933-2936, 2937, 2939, 2941-2946, 2949-2951, 2953-2958, 2961, 2963, 2964, 3569, 4505 4536, 4542 (fragm.)
- 19 P<sup>1</sup> BSP 1959 II 2706, 2874, 2876, 2883, 2884, 2888, 2889, 2896, 2897, 2901-2904, 2907-2910, 2914, 4566
- 25 P<sup>1</sup> BSP 1959 II 2872, 2873, 2875, 2877, 2879-2882, 2885-2887, 2891, 2892, 2894, 2898, 2899, 2905, 2906, 2911-2913, 2915, 2916, 4515, 4556 (fragm.)
- 23 P<sup>2</sup> BSP 1959 II 2703, 2710, 2714-2717, 2719-2722, 2724, 2727-2730, 2734, 2735, 2739, 2740, 2745, 2746, 2752, 4565
- 25 P<sup>2</sup> BSP 1959 II 2711-2713, 2718, 2725, 2726, 2732, 2736-2738, 2741-2744, 2748-2751, 2753, 2754, 4490, 4496, 4497, 4520, 4522 (fragm.)
- 24 P<sup>1</sup> BSP 1959 II 2315, 2317-2322, 2324-2327, 2329, 2330, 2333-2340, 3180, 3181, 4485
- 6 P<sup>1</sup> BSP 1959 II 2323, 2328, 2331, 2332, 2341, 4491 (fragm.)

Morphologische Merkmale und Variabilität an P<sup>1</sup> und P<sup>2</sup>  
(Abb. 20-21)

**Gemeinsamkeiten:** Metaconusrippe und Mesostyl treten auf der Externseite nur nahe der Kaufläche als ganz schwache und flache unscheinbare Leisten auf. Die okklusale Kante des Metastyls ist ganz schwach, der basale Teil bei einigen Zähnen stärker nach labial gebogen und ragt bei einigen P<sup>1</sup> als Ausbuchtung über die Labialseite hinaus. Die Postfossette ist wie bei den Molaren tief und trichterförmig; das posteriore Cingulum ist immer vorhanden, jedoch vorwiegend im Bereich der Postfossette als mehrfach geschwungene Wellenlinie in der Mitte der posterioren Zahnseite ausgebildet. Es ist in der Mitte der Postfossette basalwärts eingekerbt und läuft an der postero-labialen Zahnkante basal aus.

Der Medisinus ist im zentralen Zahnteil recht eng und tief und endet schon an der Stelle, wo Antecrochet und Hypoconus basal zusammentreffen und eine Schwelle bilden, d. h. den Medisinus hoch abschließen. Das anteriore Cingulum ist immer als starke Leiste ausgebildet, die von der vorderen Protoconusfurche als mehrfach geschwungene, von lingual nach labial leicht aufsteigende Wellenlinie in der Mitte der anterioren Zahnseite vorhanden ist. Im Bereich des Parastyls kann sie jedoch durch die Druckkurve des Nachbarzahnes besonders stark abgenutzt sein. Am P<sup>1</sup> ist das anteriore Cingulum lediglich etwas schmaler und nicht so markant ausgebildet.

**Unterschiede:** Der hinterste Prämolare ist der größte der vier Prämolaren. Der Ectoloph ist ganz gerade, d. h. nicht im Bereich des Metaconus geknickt und als plane Fläche nach lingual geneigt; die Stärke der Neigung ist unterschiedlich. Vom Umriß her ist der rechteckige P<sup>1</sup> gegenüber dem letzten Prämolaren deutlich verkleinert. Die Außenwand ist konvex und nach lingual geneigt.

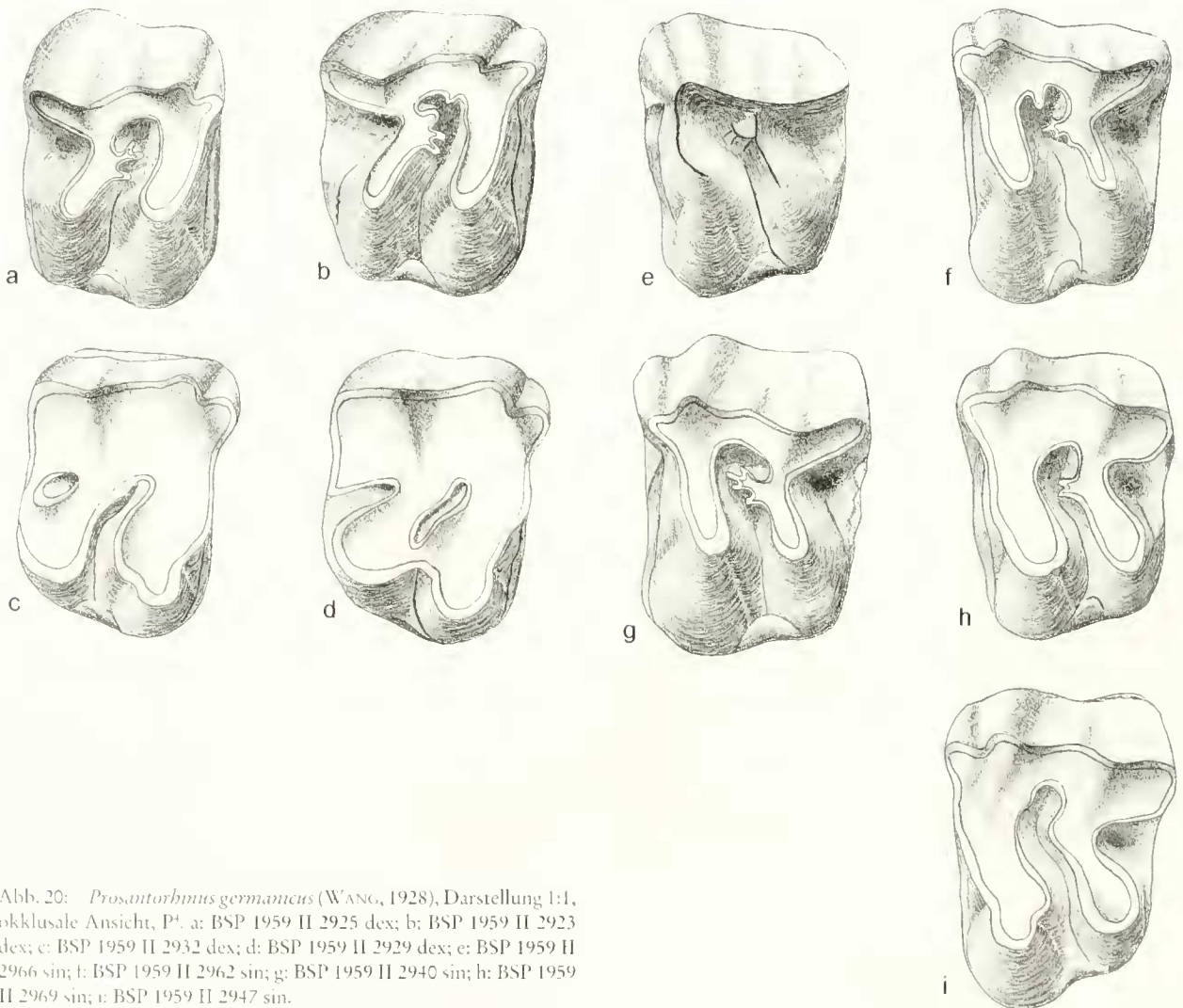


Abb. 20: *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, P<sup>1</sup>. a: BSP 1959 II 2925 dex; b: BSP 1959 II 2923 dex; c: BSP 1959 II 2932 dex; d: BSP 1959 II 2929 dex; e: BSP 1959 II 2966 sin; f: BSP 1959 II 2962 sin; g: BSP 1959 II 2940 sin; h: BSP 1959 II 2969 sin; i: BSP 1959 II 2947 sin.

Am  $P^1$  bilden Parastyl und Paraconus zwei durchgehend starke rundliche Wülste von basal bis okklusal, wobei – wie bei den Molaren – das Parastyl okklusal zugespitzt und der Paraconus okklusal rundlich auslaufen. Der Paraconus ist bei einigen Zähnen höher und breiter als das Parastyl ausgebildet, oft sind beide Wülste auch gleich stark. Die Ausbildung der Parastylfurche ist variabel: sie kann V-förmig und markant oder U-förmig flach und weit von basal bis okklusal vorhanden sein. Parastyl, Paraconus und Parastylfurche sind oft leicht asymmetrisch nach vorn geneigt. Am  $P^1$  ist das Parastyl ein hoher, aber schmaler, gleichmäßig starker Wulst von basal bis okklusal und damit deutlich stärker ausgebildet als der Paraconus, der basal ganz breit und flach, nach okklusal stärker und markanter in Erscheinung tritt. Diese beiden Wülste sind aber deutlich schwächer ausgebildet als bei  $P^1$ . Die Parastylfurche am  $P^1$  ist immer ganz breit, flach und U-förmig.

Das labiale Cingulum ist am  $P^1$  als mehr oder weniger starker, oft unterbrochener Saum direkt an der Schmelzbasis fast immer entwickelt und kann in seltenen Fällen auch ganz fehlen. Am  $P^1$  ist das labiale Cingulum zwar auch als mehr oder weniger starke Leiste vorhanden, aber nur im postero-labialen Bereich direkt an der Basis und kann auch ganz fehlen. Das posteriore Cingulum ist bei  $P^1$  länger als bei  $P^1$  ausgebil-

det, d. h. es geht ohne Unterbrechung in das labiale, gelegentlich auch in das linguale Cingulum über.

Am  $P^1$  kommt es zwischen Antecrochet und der anterioren Seite des Hypoconus bei einigen wenigen Zähnen zur Ausbildung einer Brücke; am  $P^1$  verschmelzen Antecrochet und Hypoconus nur bei stark abgekauten Zähnen. Das linguale Cingulum ist am  $P^1$  sehr variabel: hauptsächlich ist es als mehr oder weniger hoher und breiter Riegel oder Zapfen zwischen Hypoconus und Protoconus entwickelt, kann in seltenen Fällen auch eine durchgehende Leiste zwischen Protoconus und Hypoconus bilden oder gelegentlich auch ganz fehlen. Das linguale Cingulum ist am  $P^1$  meist als schräger Riegel zwischen Hypoconus und Protoconus ausgebildet und geht manchmal direkt in das posteriore Cingulum über.

Die vordere und hintere Hypoconusfurchen fehlen am  $P^1$  fast immer, bei einigen Zähnen ist jedoch eine ganz schwache Eindellung im Bereich der vorderen Hypoconusfurchen beobachtet worden. Hingegen sind die beiden Furchen am Protoconus immer markant und V-förmig ausgebildet, jedoch nicht so stark wie bei den Molaren, d. h. nur an stark abgekauten Zähnen ist okklusal noch eine starke Schnürung von Protoconus und Antecrochet sichtbar. Am Hypoconus treten bei  $P^1$  nie Furchen auf, am Protoconus gelegentlich ganz schwach angedeutete Eindellungen, meist fehlen sie jedoch auch dort.

Sekundärelemente: Am  $P^1$  ist das Crochet immer vorhanden und meist als zwei- bis mehrfacher Sporn entwickelt. Eine Crista ist nur selten ausgebildet und ragt dann als kurzer, länglich-gerundeter Sporn in den Medisinus. Brückenbildungen zwischen Crochet und Crista kommen nicht vor; die Crochetgegenfalte fehlt immer. Sofern am  $P^1$  ein Crochet vorhanden ist, bildet es einen spitzen länglichen Sporn, der in den Medisinus vorragt; nur ein Zahn zeigt einen mehrfachen Crochet-Sporn, oft fehlt es auch ganz. Eine Crista kann am  $P^1$  vorkommen, ist aber sehr selten; eine Crochetgegenfalte ist nie ausgebildet.

#### Morphologische Merkmale und Variabilität am $P^2$ (Abb. 22)

Am zweiten Prämolaren (Abb. 22) ist der Protoloph bereits deutlich verkürzt. Der Ectoloph ist stärker konvex und markanter nach lingual geneigt; die postero-labiale Kante der Außenwand ist höher als die antero-labiale Kante. Metaconusrippe und Mesostyl fehlen immer bzw. nur an einem Zahn ist noch ein ganz flaches schwaches, breit-gerundetes Mesostyl erkennbar. Parastyl und Paraconus sind weit auseinander gerückt, d. h. der Paraconus ist weiter zur Mitte der Externseite verschoben. Beide Wülste sind markant, wenn auch schmal und nicht so hoch, von basal bis okklusal ausgebildet; die Parastylfurchen sind als solche nicht mehr vorhanden, da der Bereich zwischen Parastyl und Paraconus flach und weit ist.

Ein labiales Cingulum ist meist reliktsch als kleine Leiste an der postero- und antero-labialen Kante vorhanden. Die Postfossette ist klein und trichterförmig, aber nicht sehr tief. Das posteriore Cingulum ist wie bei den anderen Prämolaren entwickelt, jedoch recht kräftig und geht oft ohne Unterbrechung in das linguale Cingulum über. Der Medisinus kann V-förmig und tief sein und sich gerade bis zum linguale

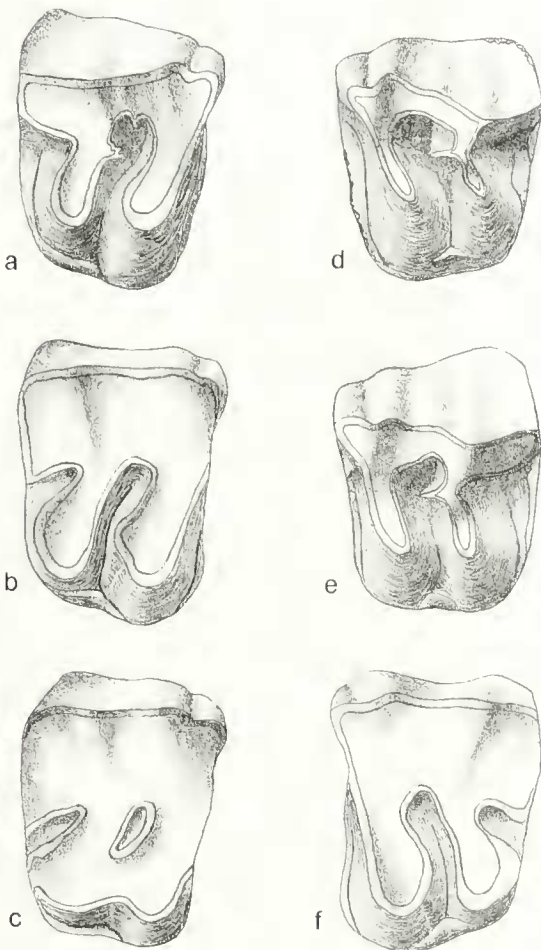


Abb. 21: *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht,  $P^2$ . a: BSP 1959 II 2908 dex; b: BSP 1959 II 2903 dex; c: BSP 1959 II 2904 dex; d: BSP 1959 II 2874 sin; e: BSP 1959 II 2884 sin; f: BSP 1959 II 2876 sin.

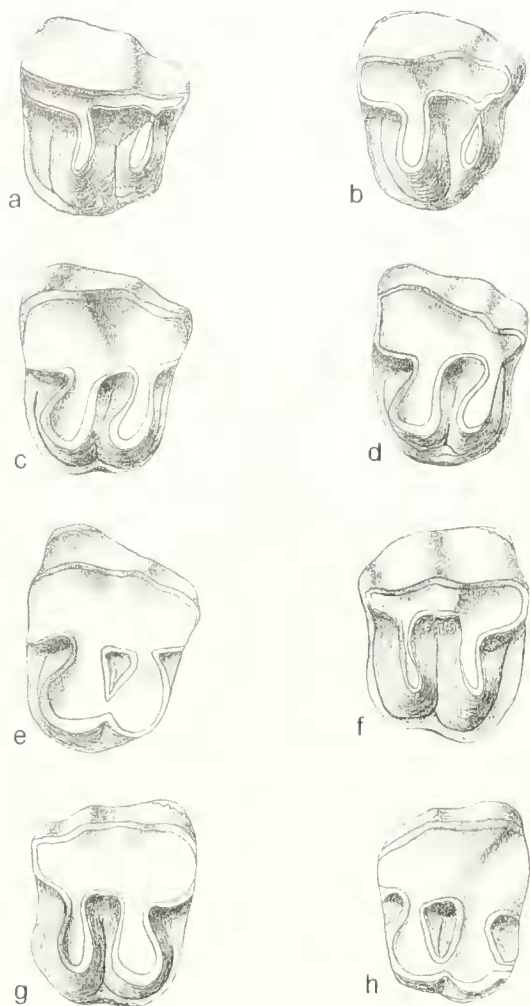


Abb. 22: *Prosantorhmus germanicus* (WANG, 1928), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, P<sup>1</sup>: a: BSP 1959 II 2717 dex; b: BSP 1959 II 2716 dex; c: BSP 1959 II 2727 dex; d: BSP 1959 II 2722 dex; e: BSP 1959 II 2721 dex; f: BSP 1959 II 2749 sin; g: BSP 1959 II 2740 sin; h: BSP 1959 II 2746 sin.

Cingulum erstrecken, in dem er dann endet. Bei einigen Zähnen ist er jedoch auch trichterförmig und kurz und endet bereits dort, wo sich die Innenhöcker Protoconus und Hypoconus basal berühren und den Medisinus somit abschließen.

Das linguale Cingulum kann als durchgehende Leiste vorhanden sein oder nur vom Medisinus oberhalb der Basis um den Hypoconus herum zum posterioren Cingulum ziehen; gelegentlich ist auch nur ein Riegel zwischen den Innenhöckern vorhanden. Das anteriore Cingulum ist immer ausgebildet, meist als schwache Leiste, die vom Inneneingulum ununterbrochen an der anterioren Zahnseite entlangzieht. Oft ist auch nur ein kleiner Cingulum-Riegel im Bereich des Parastyls vorhanden.

Bei allen Zähnen kommt es jedoch zwischen Parastyl, Protoloph und anteriorem Cingulum zur Bildung einer kleinen trichterförmigen Präfossette (nach HUSSIG 1984). Die Querjoche sind nur ganz schwach schräggestellt, bei einigen Zähnen liegen sie sogar senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers. Der Protoloph ist schmal und kurz ausgebildet und ist auch bei starker abgekauten Zähnen nicht oder nur ganz

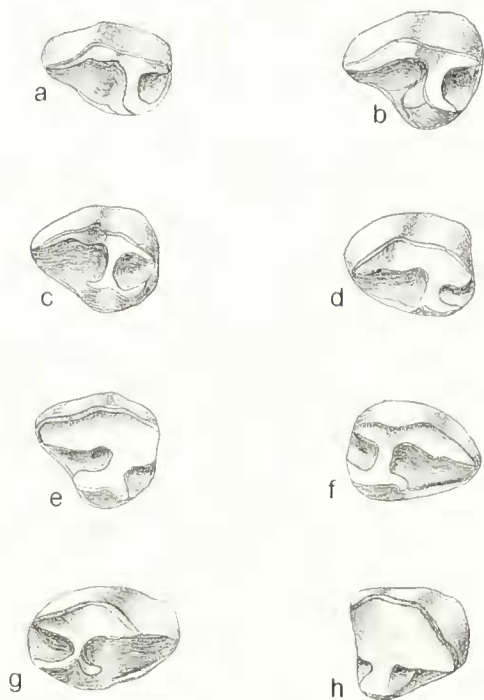


Abb. 23: *Prosantorhmus germanicus* (WANG, 1928), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, P<sup>1</sup>: a: BSP 1959 II 3180 sin; b: BSP 1959 II 2315 sin; c: BSP 1959 II 3181 sin; d: BSP 1959 II 2334 sin; e: BSP 1959 II 2329 sin; f: BSP 1959 II 2319 dex; g: BSP 1959 II 2338 dex; h: BSP 1959 II 2324 dex.

schwach mit der Internseite des Ectoloph verschmolzen. Weder am Hypoconus noch am Protoconus treten Furchen auf; ebenso fehlen bei fast allen Zähnen die Sekundärelemente: nur zwei Zähne zeigen den Ansatz einer Crista.

#### Morphologische Merkmale und Variabilität am P<sup>1</sup> (Abb. 23)

Der P<sup>1</sup> (Abb. 23) ist der vorderste und kleinste Prämolare und hat ein reduziertes Kronenmuster. Der Ectoloph ist von basal nach okklusal leicht konvex und nach lingual geneigt; ebenso ist er auch von anterior nach posterior leicht gekrümmt. Die Vorderseite wird nur von dem schwachen schmalen Parastylwulst gebildet, der von basal bis okklusal in gleichbleibender Stärke verläuft. Der Paraconus ist weiter zur Mitte der Außenwand gerückt und ist als breiter flacher Wulst vor allem okklusal als solcher noch mehr oder weniger stark erkennbar. Eine Parastylfurche ist nicht mehr ausgebildet, denn der Bereich zwischen Parastyl und Paraconus ist ganz flach und weit. Metaconusrippe und Mesostyl fehlen an der Externseite ebenso wie ein labiales Cingulum.

Von den beiden Querjochen ist nur noch der Metaloph vorhanden, der Protoloph fehlt immer. Das hintere Joch, der Metaloph, ist an der internen Anheftungsstelle am Ectoloph ganz kurz und schmal und endet lingual an der Basis etwas breiter gerundet, wobei der Hypoconus nach posterior gedreht ist. Der Hypoconus ist immer mit dem schmalen posterioren Cingulum verbunden, so daß es bei allen Zähnen zur Bildung einer tiefen, trichterförmigen Postfossette kommt.

An der antero-lingualen Seite des Metalophs setzt das Innencingulum an, das an dieser Stelle einen kleinen Höcker bilden kann und dann bis zum Parastyl als schwache, aber immer markant ausgeprägte Leiste etwas oberhalb der Basis verläuft. Der Medisinus ist in der Zahnmitte als kleiner Trichter oder kurze Rinne vorhanden, die im lingualen Cingulumhöcker oder -riegel endet. Schnürfurchen und Sekundärelemente fehlen immer am P<sup>1</sup>.

Der P<sup>1</sup> hat bei den Sandelzhausener Nashörnern keinen Milchzahnvorläufer; er erscheint kurz nach den Milchzähnen und fällt früh wieder aus, d. h. es gibt nur einen Zahn auf dieser Zahnposition. HEISSIG (1969: 15) weist auf die Reduktion des Zahnwechsels hin: Bei primitiven Formen wird der D<sup>1</sup> noch normal gewechselt, bei allen rezenten Formen persistiert der erste Prämolare im Oberkiefer; der D<sup>1</sup> ist also verlorengegangen.

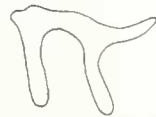


Variabilität morphologischer Merkmale der oberen Prämolaren (P<sup>1</sup>-P<sup>2</sup>) von *Prosantorhinus germanicus* (Tab. 17-20, Abb. 24-27)

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{v}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{v}}$ [mm]	$V_{\bar{v}}$ [%]
P <sup>1</sup>	24	14,5	18,5	4,0	16,4	1,0	6,4	0,21	1,3
P <sup>2</sup>	24	21,0	24,0	3,0	22,0	0,9	4,0	0,18	0,8
P <sup>3</sup>	21	24,0	29,0	5,0	27,3	1,2	4,6	0,27	1,0
P <sup>4</sup>	22	28,5	36,0	7,5	31,0	1,9	6,0	0,40	1,3

Tab. 15: Statistische Kenngrößen zur Länge der oberen Prämolaren (P<sup>1</sup> - P<sup>4</sup>) von *Prosantorhinus germanicus*.

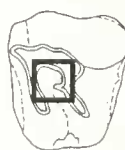
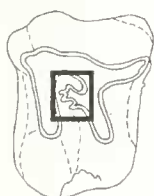
Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{v}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{v}}$ [mm]	$V_{\bar{v}}$ [%]
P <sup>1</sup>	24	11,5	17,0	5,5	14,5	1,3	8,7	0,26	1,8
P <sup>2</sup>	25	19,0	31,0	12,0	27,6	2,2	7,8	0,43	1,6
P <sup>3</sup>	25	31,5	39,0	7,5	35,2	1,8	5,2	0,37	1,0
P <sup>4</sup>	30	26,0	45,0	19,0	39,8	4,5	11,4	0,82	2,1






Tab. 16: Statistische Kenngrößen zur Breite der oberen Prämolaren (P<sup>1</sup> - P<sup>4</sup>) von *Prosantorhinus germanicus*.

Merkmalsausprägung	Schema	P <sup>4</sup>		P <sup>3</sup>		P <sup>2</sup>	
		K		K		K	
A		0	0% p <sub>o</sub> =26% p <sub>u</sub> =0%	3	23% p <sub>o</sub> =54% p <sub>u</sub> =5%	24	96% p <sub>o</sub> =98% p <sub>u</sub> =80%
B		0	0% p <sub>o</sub> =26% p <sub>u</sub> =0%	8	62% p <sub>o</sub> =86% p <sub>u</sub> =31%	1	4% p <sub>o</sub> =20% p <sub>u</sub> =2%
C		13	100% p <sub>o</sub> =100% p <sub>u</sub> =73%	2	15% p <sub>o</sub> =46% p <sub>u</sub> =2,5%	0	0% p <sub>o</sub> =14% p <sub>u</sub> =0%
		n=13		n=13		n=25	

Tab. 17: Merkmalskomplex: Ausbildung des Crochets an den oberen Prämolaren P<sup>2-4</sup> von *Prosantorhinus germanicus*.

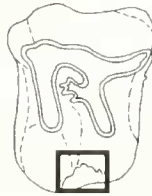
- A Das Crochet fehlt.  
 B Das Crochet ist als einfacher Sporn ausgebildet.  
 C Das Crochet ist als mehrfacher Sporn ausgebildet.





Merkmalsausprägung	Schema	P <sup>4</sup>			P <sup>3</sup>			P <sup>2</sup>		
		K			K			K		
A		0	0%	p <sub>o</sub> =8% p <sub>u</sub> =0%	0	0%	p <sub>o</sub> =13% p <sub>u</sub> =0%	3	8%	p <sub>o</sub> =22% p <sub>u</sub> =2,5%
B		3	7%	p <sub>o</sub> =18% p <sub>u</sub> =2%	0	0%	p <sub>o</sub> =13% p <sub>u</sub> =0%	0	0%	p <sub>o</sub> =11% p <sub>u</sub> =0%
C		20	45%	p <sub>o</sub> =61% p <sub>u</sub> =29%	15	48%	p <sub>o</sub> =67% p <sub>u</sub> =30%	0	0%	p <sub>o</sub> =11% p <sub>u</sub> =0%
D		19	43%	p <sub>o</sub> =58% p <sub>u</sub> =27%	12	39%	p <sub>o</sub> =58% p <sub>u</sub> =22%	4	11%	p <sub>o</sub> =26% p <sub>u</sub> =3%
E		2	5%	p <sub>o</sub> =17% p <sub>u</sub> =2%	4	13%	p <sub>o</sub> =30% p <sub>u</sub> =4%	29	81%	p <sub>o</sub> =92% p <sub>u</sub> =63%
		n=44			n=31			n=36		

Tab. 18: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den oberen Prämolaren P<sup>2-4</sup> von *Prosantorhinus germanicus*.

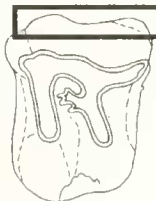
- A Das linguale Cingulum fehlt.
- B Das linguale Cingulum ist als Riegel zwischen Hypoconus und Protoconus ausgebildet.
- C Das linguale Cingulum ist als Zapfen zwischen Hypoconus und Protoconus ausgebildet.
- D Das linguale Cingulum ist zwischen Hypoconus und Protoconus basalwärts eingekerbt.
- E Das linguale Cingulum bildet eine durchgehende Leiste vom Protoconus zum Hypoconus.





Merkmalsausprägung	Schema	P <sup>4</sup>			P <sup>3</sup>			P <sup>2</sup>		
		K			K			K		
A		2	6%	p <sub>o</sub> =21% p <sub>u</sub> =1%	11	52%	p <sub>o</sub> =74% p <sub>u</sub> =28%	8	36%	p <sub>o</sub> =58% p <sub>u</sub> =17%
B		30	94%	p <sub>o</sub> =99% p <sub>u</sub> =78%	10	48%	p <sub>o</sub> =73% p <sub>u</sub> =27%	14	64%	p <sub>o</sub> =83% p <sub>u</sub> =42%
		n=32			n=21			n=22		

Tab. 19: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den oberen Prämolaren P<sup>2-4</sup> von *Prosantorhinus germanicus*.

- A Das labiale Cingulum fehlt.
- B Das labiale Cingulum ist als schwacher Saum nahe der Basis ausgebildet.

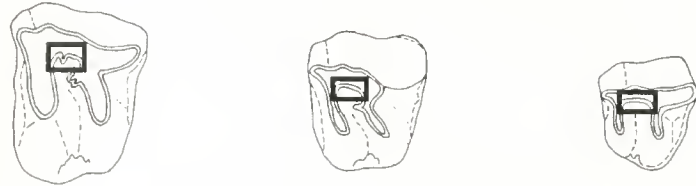




Merkmalsausprägung	Schema	P <sup>4</sup>		P <sup>3</sup>		P <sup>2</sup>	
		K		K		K	
A		34	89% p <sub>o</sub> =97% p <sub>u</sub> =74%	26	96% p <sub>o</sub> =98% p <sub>u</sub> =81%	30	100% p <sub>o</sub> =99% p <sub>u</sub> =87%
B		4	11% p <sub>o</sub> =24% p <sub>u</sub> =2,5%	1	4% p <sub>o</sub> =19% p <sub>u</sub> =1%	0	0% p <sub>o</sub> =14% p <sub>u</sub> =0%
		n=38		n=27		n=30	

Tab. 20: Merkmalskomplex: Ausbildung der Crista an den oberen Prämolaren P<sup>2-4</sup> von *Prosantorhinus germanicus*.

- A Eine Crista ist nicht ausgebildet.
- B Eine Crista ist ausgebildet.



P4-P1

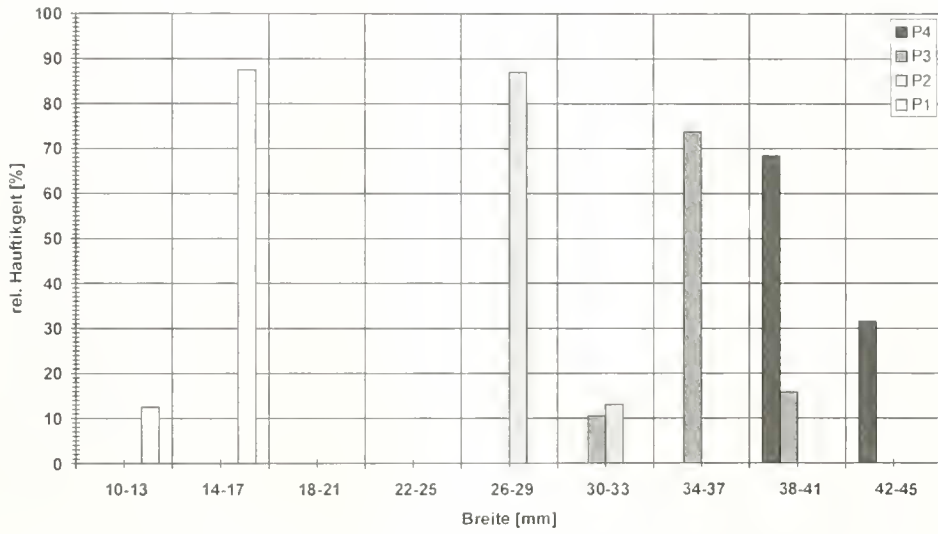


Abb. 24: Häufigkeitsverteilung zur Breite der oberen Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus*.

P4-P1

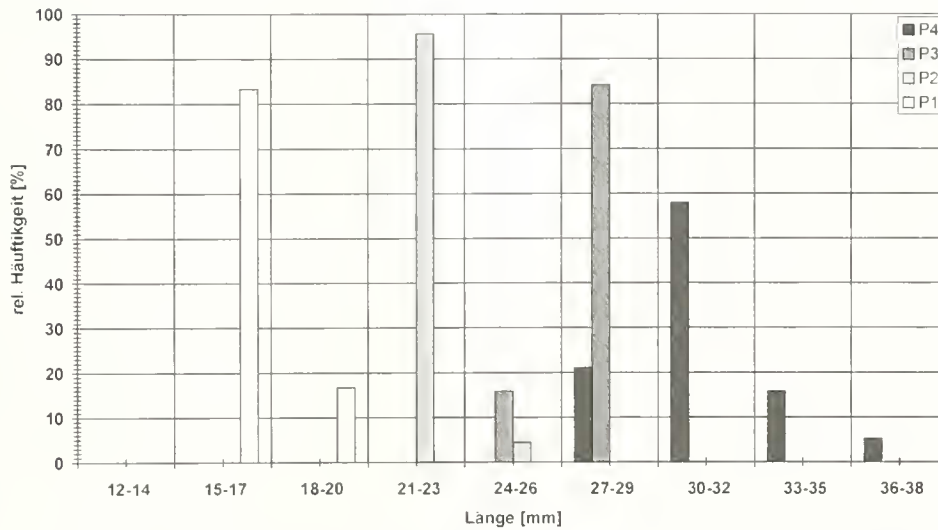


Abb. 25: Häufigkeitsverteilung zur Länge der oberen Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus*.

Die oberen Prämolaren unterscheiden sich in ihren Längen- und Breitenwerten deutlich und die einzelnen Zahnpositionen können fast zweifelsfrei und eindeutig festgelegt werden.

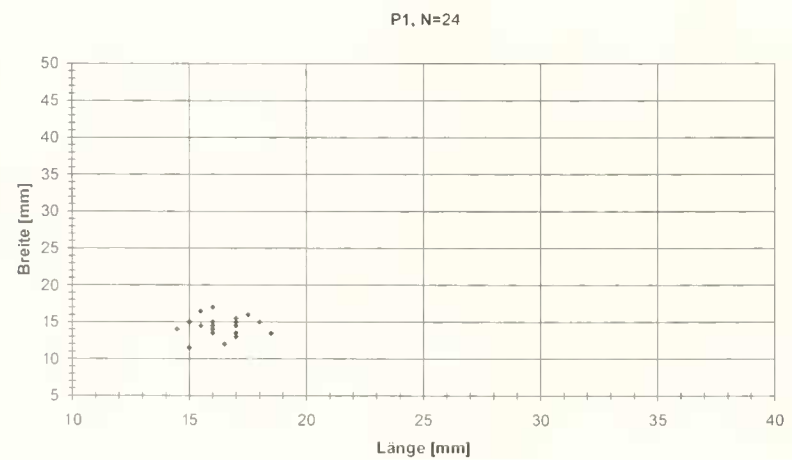
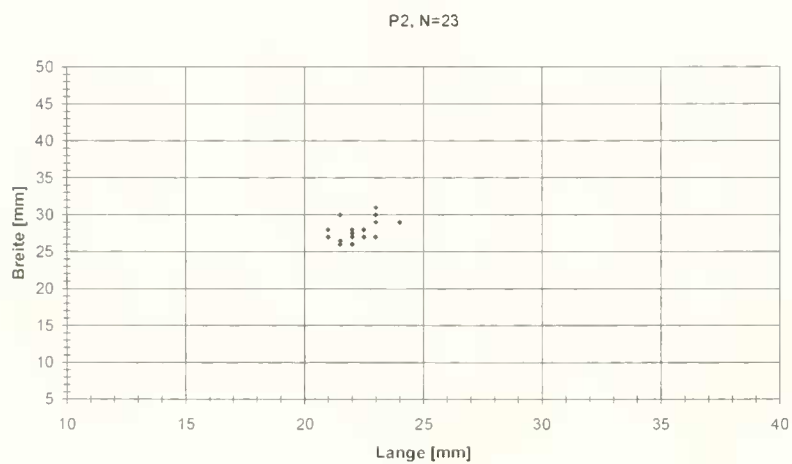
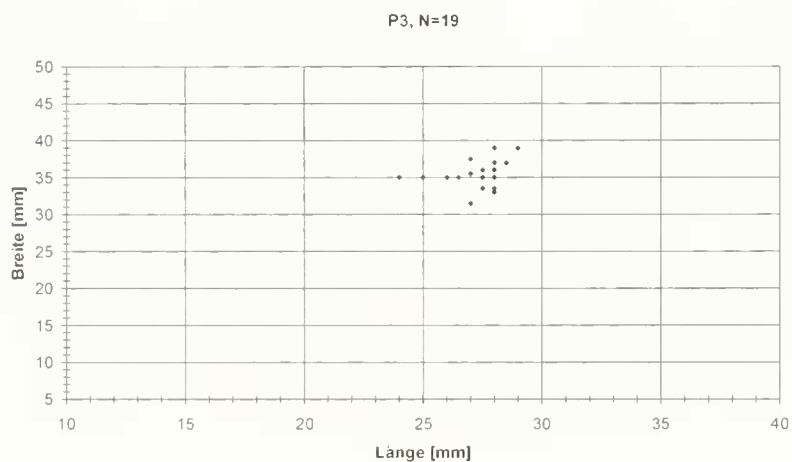
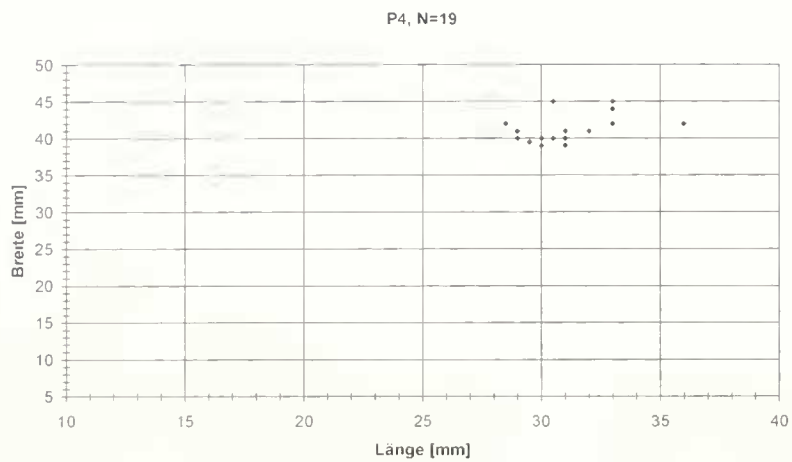


Abb. 26: Streudiagramme zur Breite und Länge der oberen Prämolaren (P<sup>4</sup>, P<sup>3</sup>) von *Prosantorhinus germanicus*.

Abb. 27: Streudiagramme zur Breite und Länge der oberen Prämolaren (P<sup>2</sup>, P<sup>1</sup>) von *Prosantorhinus germanicus*.

## 3.1.6 Obere lakteale Prämolaren

Materialliste der 101 oberen laktealen Prämolaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

15	D <sup>+</sup>	BSP 1959 II 2379, 2380, 2382, 2384, 2386-2388, 2390, 2392-2395, 2397, 4503, 4543
16	D <sup>+</sup>	BSP 1959 II 2368-2371, 2374-2378, 2381, 2383, 2389, 2391, 2396, 3427, 4544 (fragm.)
15	D <sup>-</sup>	BSP 1959 II 2343, 2344, 2346-2348, 2353, 2356, 2358, 2361-2364, 4513
14	D <sup>-</sup>	BSP 1959 II 2342, 2345, 2349-2352, 2357, 2360, 2365-2367, 2385, 4516, 4528 (fragm.)
16	D <sup>+</sup>	BSP 1959 II 2284, 2287-2289, 2291, 2296-2298, 2306, 2308, 2309, 2313, 2314, 3194, 3207, 4511
25	D <sup>-</sup>	BSP 1959 II 2282, 2283, 2285, 2286, 2290, 2292-2295, 2299, 2300-2305, 2307, 2310-2312, 4486, 4494, 4495, 4499, 4524 (fragm.)

Morphologische Merkmale und Variabilität der oberen laktealen Prämolaren (D<sup>+</sup>, D<sup>-</sup>) von *Prosantorhinus germanicus* (Abb. 28-29, Tab. 21-27)

Gemeinsamkeiten: Der Ectoloph ist nur schwach konvex und neigt sich etwas nach lingual, im Bereich des Metaconus ist er nicht geknickt. Parastyl und Paraconus bilden zwei rundliche Wülste, die basal zusammenlaufen und

besonders in halber Höhe der Außenwand durch eine markante, meist V-förmige und tiefe Parastylfurche getrennt sind, die okklusal U-förmig und weit ausläuft. Der Paraconus ist oft etwas höher und breiter gerundet, wohingegen das Parastyl etwas schmaler ausgebildet ist. Okklusal endet der Paraconus breit gerundet, das Parastyl als zugespitzter Grat. Sofern die Metaconusrippe nicht ganz fehlt, was bei einigen Zähnen der Fall ist, ist sie entweder als Wulst ausgebildet, der nahe der Kaufläche schmal, zur Basis hin breiter vorhanden ist oder als durchgehend schwacher und schmaler Wulst an der Labialseite von okklusal bis basal. Das Metastyl bildet als leicht verdickter Grat den posterioren Abschluß der Außenwand und ist nicht flügelartig nach labial geknickt wie z. B. am M<sup>2</sup>.

Die Postfossette ist wie bei den adulten Zähnen trichterförmig, aber seichter und wird durch das posteriore Cingulum verschlossen; dieses ist immer markant und als deutliche, mehrfach geschwungene Leiste vorhanden und im Bereich der Postfossette nach basal eingekerbt. Das posteriore Cingulum endet postero-labial am Metastyl, postero-lingual oberhalb der Schmelzbasis im Bereich der hinteren Hypoconusfurche. Am Metaloph ist immer eine deutliche V-förmige und tiefe vordere Hypoconusfurche ausgebildet, die von der halben Höhe des D<sup>+</sup> und D<sup>-</sup> bis zur Basis verläuft wo sie im Medianus endet. Die hintere Hypoconusfurche ist schwächer, meist V-förmig,

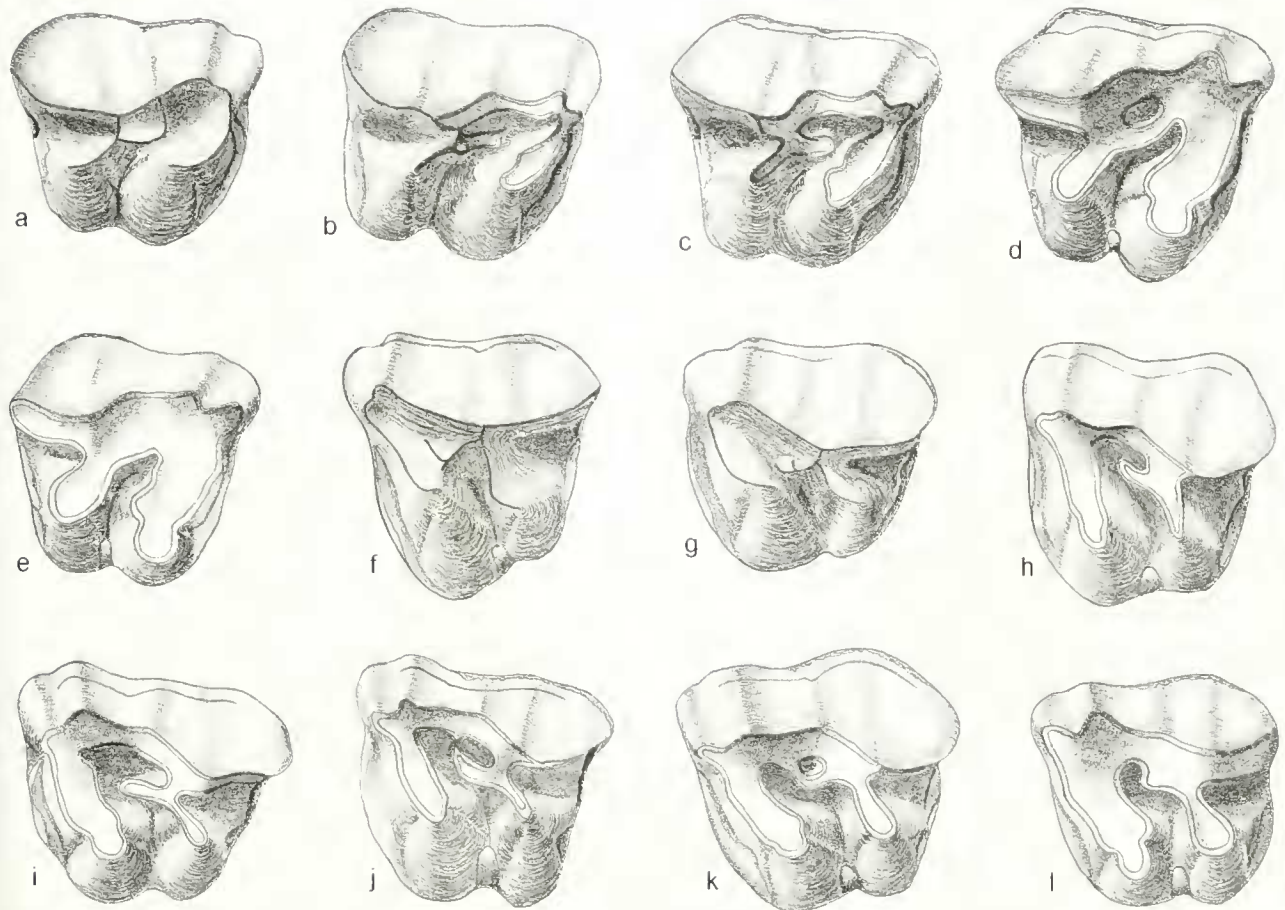


Abb. 28: *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, D<sup>+</sup>: a: BSP 1959 II 2380 dex; b: BSP 1959 II 2390 dex; c: BSP 1959 II 2397 dex; d: BSP 1959 II 2387 dex; e: BSP 1959 II 2379 dex; f: BSP 1959 II 2392 sin; g: BSP 1959 II 2386 sin; h: BSP 1959 II 2393 sin; i: BSP 1959 II 2391 sin; j: BSP 1959 II 2383 sin; k: BSP 1959 II 2377 sin; l: BSP 1959 II 2388 sin.

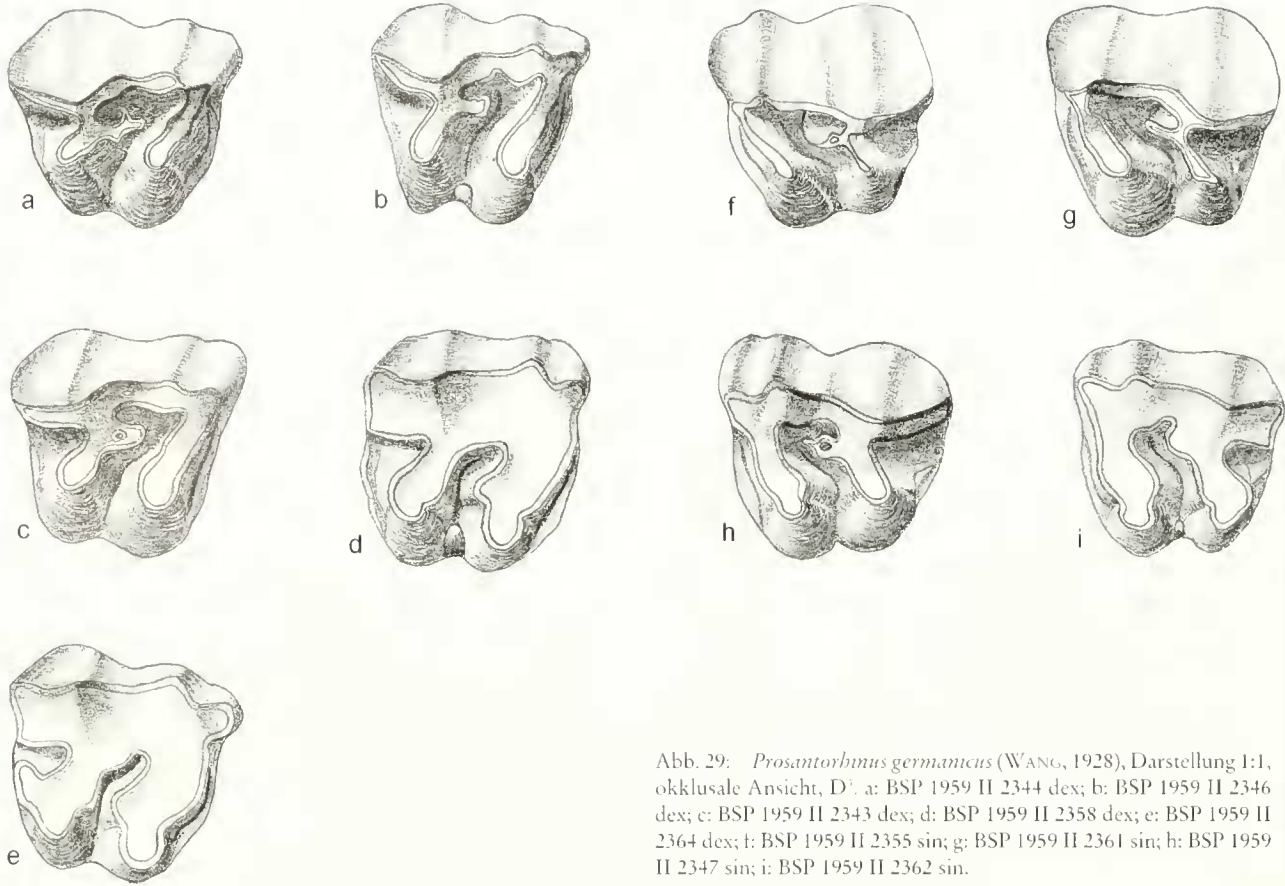




Abb. 29: *Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, D¹. a: BSP 1959 II 2344 dex; b: BSP 1959 II 2346 dex; c: BSP 1959 II 2343 dex; d: BSP 1959 II 2358 dex; e: BSP 1959 II 2364 dex; f: BSP 1959 II 2355 sin; g: BSP 1959 II 2361 sin; h: BSP 1959 II 2347 sin; i: BSP 1959 II 2362 sin.

Merkmalsausprägung	Schema	D¹		D³	
		K		K	
A		4	18% p <sub>o</sub> =38% p <sub>u</sub> =5%	7	47% p <sub>o</sub> =73% p <sub>u</sub> =22%
B		18	78% p <sub>o</sub> =92% p <sub>u</sub> =56%	8	53% p <sub>o</sub> =77% p <sub>u</sub> =27%
C		1	4% p <sub>o</sub> =22% p <sub>u</sub> =1%	0	0% p <sub>o</sub> =23% p <sub>u</sub> =0%
		n=23		n=15	

Tab. 21: Merkmalskomplex: Mesostyl an den oberen laktealen Prämolaren D¹ und D³ von *Prosantorhinus germanicus*.

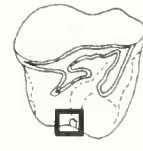
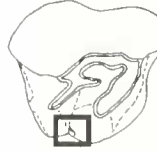
- A Das Mesostyl fehlt.
- B Das Mesostyl ist als flacher, breiter Wulst an der Labialseite ausgebildet.
- C Das Mesostyl ist als starker, breiter Wulst an der Labialseite ausgebildet.





Merkmalsausprägung	Schema	D <sup>4</sup>		D <sup>3</sup>	
		K		K	
A		4	20% p <sub>o</sub> =43% p <sub>u</sub> =6%	7	41% p <sub>o</sub> =67% p <sub>u</sub> =18%
B		16	80% p <sub>o</sub> =94% p <sub>u</sub> =57%	10	59% p <sub>o</sub> =82% p <sub>u</sub> =32%
		n=20		n=17	

Tab. 22: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den oberen laktealen Prämolaren D<sup>4</sup> und D<sup>3</sup> von *Prosantorhinus germanicus*.

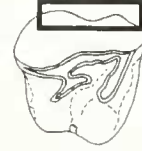
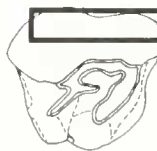
- A Ein linguales Cingulum ist nicht ausgebildet.
- B Ein linguales Cingulum ist als mehr oder weniger großer Zapfen an der Basis zwischen Hypoconus und Protoconus am Ausgang des Medisinus ausgebildet.





Merkmalsausprägung	Schema	D <sup>4</sup>		D <sup>3</sup>	
		K		K	
A		5	23% p <sub>o</sub> =42% p <sub>u</sub> =7%	20	100% p <sub>o</sub> =100% p <sub>u</sub> =82%
B		17	77% p <sub>o</sub> =92% p <sub>u</sub> =54%	0	0% p <sub>o</sub> =17% p <sub>u</sub> =0%
		n=22		n=20	

Tab. 23: Merkmalskomplex: labiale Wachstumsrinne an den oberen laktealen Prämolaren D<sup>3</sup> und D<sup>4</sup> von *Prosantorhinus germanicus*.

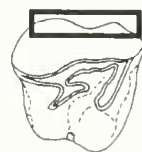
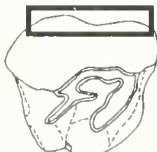
- A Eine Wachstumsrinne ist nicht ausgebildet.
- B Eine Wachstumsrinne ist etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.









Merkmalsausprägung	Schema	D <sup>4</sup>		D <sup>3</sup>	
		K		K	
A		7	28% p <sub>o</sub> =50% p <sub>u</sub> =12%	14	70% p <sub>o</sub> =87% p <sub>u</sub> =46%
B		18	72% p <sub>o</sub> =88% p <sub>u</sub> =50%	6	30% p <sub>o</sub> =54% p <sub>u</sub> =12%
		n=25		n=20	

Tab. 24: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den oberen laktealen Prämolaren D<sup>3</sup> und D<sup>4</sup> von *Prosantorhinus germanicus*.

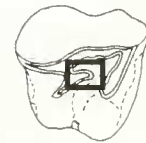
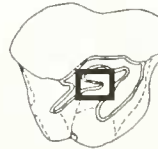
- A Ein labiales Cingulum fehlt.
- B Ein labiales Cingulum ist als zarter Saum nahe der Schmelzbasis vorhanden.


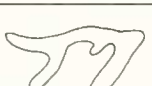


Merkmalsausprägung	Schema	D <sup>4</sup>		D <sup>3</sup>	
		K		K	
A		4	17% $p_o=37\%$ $p_u=5\%$	5	25% $p_o=48\%$ $p_u=8\%$
B		14	58% $p_o=77\%$ $p_u=36\%$	7	35% $p_o=58\%$ $p_u=15\%$
C		1	4% $p_o=21\%$ $p_u=1\%$	5	25% $p_o=48\%$ $p_u=8\%$
D		0	0% $p_o=15\%$ $p_u=0\%$	1	5% $p_o=25\%$ $p_u=1\%$
E		1	4% $p_o=21\%$ $p_u=1\%$	2	10% $p_o=32\%$ $p_u=2\%$
F		4	17% $p_o=37\%$ $p_u=5\%$	0	0% $p_o=17\%$ $p_u=0\%$
		n=24		n=20	

Tab. 25: Merkmalskomplex: Crochet an den oberen laktealen Prämolaren D<sup>4</sup> und D<sup>3</sup> von *Prosantorhinus germanicus*.

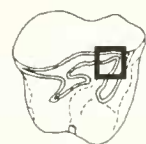
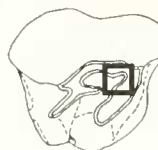
- A Das Crochet fehlt.  
 B Das Crochet ist als einfacher Sporn ausgebildet.  
 C Das Crochet ist als einfacher Sporn ausgebildet und es kommt zur Bildung einer kleinen Fossette.  
 D Das Crochet ist als mehrfacher Sporn ausgebildet und es kommt zur Bildung einer kleinen Fossette.  
 E Das Crochet ist als mehrfacher Sporn ausgebildet ohne Fossettenbildung.  
 F Das Crochet ist mit der Crista als Brücke verschmolzen.

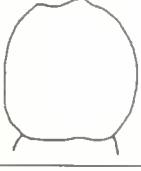
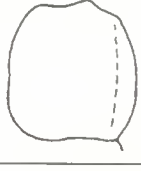
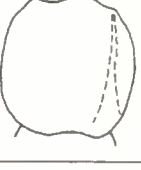


Merkmalsausprägung	Schema	D <sup>4</sup>		D <sup>3</sup>	
		K		K	
A		3	25% $p_o=57\%$ $p_u=6\%$	4	40% $p_o=73\%$ $p_u=13\%$
B		9	75% $p_o=94\%$ $p_u=42\%$	6	60% $p_o=87\%$ $p_u=26\%$
		n=12		n=10	

Tab. 26: Merkmalskomplex: Crista an den oberen laktealen Prämolaren D<sup>4</sup> und D<sup>3</sup> von *Prosantorhinus germanicus*.

- A Die Crista ist schwach ausgebildet.  
 B Die Crista ist stark ausgebildet.



Merkmalsausprägung	Schema	D <sup>4</sup>		D <sup>3</sup>	
		K		K	
A		5	20% p <sub>0</sub> =41% p <sub>1</sub> =7%	0	0% p <sub>0</sub> =23% p <sub>1</sub> =0%
B		11	44% p <sub>0</sub> =65% p <sub>1</sub> =23%	1	7% p <sub>0</sub> =31% p <sub>1</sub> =0%
C		9	36% p <sub>0</sub> =57% p <sub>1</sub> =17%	14	93% p <sub>0</sub> =100% p <sub>1</sub> =67%
		n=25		n=15	

Tab. 27: Merkmalskomplex: Metaconusrippe an den oberen laktealen Prämolaren D<sup>3</sup> und D<sup>4</sup> von *Prosantorhinus germanicus*.

- A Die Metaconusrippe fehlt.  
 B Die Metaconusrippe ist als schwacher, schmaler Wulst an der Labialseite ausgebildet.  
 C Die Metaconusrippe ist als Wulst ausgebildet: nahe der Kaufläche schmal, zur Basis hin breiter werdend.



manchmal auch weit und U-förmig und endet im posterioren Cingulum; der Hypoconus tritt dadurch lingual rundlich geschnürt hervor. Durch die Schnürfurchen am Protoloph tritt auch der Protoconus lingual breit gerundet hervor; das Anterocrochet baucht sich in den Medisinus vor. Dieser ist tief, eng und mehrfach geschwungen. Nahe dem Parastyl ist die anteriore Cingulum-Leiste meist durch die Druckkurve des Nachbarzahnes stark abgenutzt.

Sekundärelemente: Das Crochet ist bis auf einige wenige Zähne immer vorhanden und ragt meist als schmaler, länglicher Sporn in den Medisinus. Die Ausbildung des Crochets ist recht variabel: meist ist es nur als einfacher Sporn ausgebildet wobei es manchmal zur Bildung einer kleinen internen Crochetfossette kommen kann; nur ein Zahn zeigt einen mehrfachen Crochet-Sporn. Eine Crochetgegenfalte ist nie ausgebildet.

Unterschiede: Der D<sup>4</sup> ist der größte der drei laktealen Prämolaren im Oberkiefer; der Umriss ist quadratisch bis leicht trapezförmig. Der dritte lakteale Prämolare ist gegenüber dem D<sup>4</sup> deutlich kleiner, hat aber auch einen quadratischen bis trapezförmigen Umriss. Das Mesostyl fehlt am D<sup>4</sup> nur selten und ist meist als flacher breiter Wulst besonders nach okklusal hin an der Labialseite erkennbar. Am D<sup>3</sup> ist das Mesostyl nur bei der Hälfte der Zähne als flacher breiter Wulst zur Kaufläche hin ausgebildet. Am D<sup>3</sup> sind oft Zementreste im Bereich der Parastylfurchen und des Mesostyls erkennbar. Auf der ganzen Länge der Labialseite ist am D<sup>4</sup> etwas oberhalb der Schmelz-

basis bei der Mehrheit der Zähne eine mehr oder weniger tiefe und deutliche Wachstumsrinne ausgebildet, die am D<sup>3</sup> nie vorhanden ist. Direkt an der Schmelzbasis ist bei den meisten D<sup>4</sup> ein labiales Cingulum in Form eines zarten Saumes zu erkennen; zur posterioren Seite hin ist er oft etwas kräftiger und kann manchmal auch ganz fehlen. Am P<sup>3</sup> fehlt das labiale Cingulum meist und ist nur selten im posterioren Bereich der Externseite als zarter Saum nahe der Schmelzbasis ausgebildet. Die beiden Querjoche Metaloph und Protoloph verlaufen am D<sup>3</sup> parallel oder divergieren bei einigen Zähnen auch leicht. Am D<sup>4</sup> verlaufen die Querjoche parallel und der Protoloph ist nur wenig breiter als der Metaloph.

D<sup>4</sup>: Am etwas breiteren Protoloph sind vordere und hintere Protoconusfurchen gleich stark, V-förmig und tief vorhanden; am D<sup>3</sup> ist nur die vordere Protoconusfurchen meist V-förmig und markant, die hintere schwächer und flacher. Am D<sup>4</sup> endet der Medisinus im lingualen Cingulum, das bei fast allen Zähnen nur als mehr oder weniger großer Zapfen an der Basis zwischen Hypoconus und Protoconus am Ausgang des Medisinus ausgebildet ist; selten fehlt es ganz. Am D<sup>3</sup> endet der Medisinus etwas oberhalb der Basis an der Stelle, wo sich Hypoconus und Protoconus basal berühren; das Tal zwischen Hypoconus und Protoconus ist am D<sup>3</sup> eng und V-förmig, so daß ein linguales Cingulum sehr oft fehlt bzw. meist nur als winziger Zapfen im Ausgang des Medisinus entwickelt ist.

Das anteriore Cingulum ist am D<sup>4</sup> immer als deutliche mehrfach geschwungene Leiste ausgebildet, die manchmal im Be-

reich der vorderen Hypoconusfurche besonders breit und mit einem markanten Knoten vorhanden sein kann; am D<sup>3</sup> kommt eine solche Knotenbildung nicht vor.

Sekundärelemente: Am D<sup>4</sup> kommen Brückenbildungen zwischen Crochet und Crista manchmal vor, wobei eine kleine Medifossette entsteht. Eine Crista ist oft deutlich als kleiner, in den Medisinus vorragender Sporn ausgebildet, manchmal auch nur schwach erkennbar und kann auch ganz fehlen. Am D<sup>3</sup> fehlt die Crista immer, folglich kommt es auch nicht zu Fossetten- und/oder Brückenbildungen.

#### Morphologische Merkmale und Variabilität am D<sup>2</sup> (Abb. 30)

Der vorderste Milchzahn (Abb. 30) ist der kleinste, hat das komplizierteste Kronenmuster, ist nach vorn verschmälert und hat einen trapezförmigen Umriss. Der Ectoloph ist von basal nach okklusal konvex und leicht nach lingual geneigt. In antero-posteriorer Erstreckung ist die Außenwand mehr oder weniger gerade, eine Knickung im Metaconus-Bereich ist deshalb nicht vorhanden.

Das Parastyl ist als deutlicher Wulst von der Schmelzbasis bis zur Kaufläche erkennbar, der Paraconus ist völlig reduziert und nur noch als ganz flache und breite leichte Erhebung erkennbar. Eine Parastylfurche ist deshalb als solche nicht mehr vorhanden; zwischen Parastyl und Paraconus befindet sich nur noch eine flache weite Eindellung, die auf die ehemalige Parastylfurche schließen läßt. Das Mesostyl ist bei allen Zähnen als deutlicher breit-gerundeter Wulst ausgebildet und verläuft in gleichbleibender Stärke von der Schmelzbasis bis zur Kaufläche. Eine Metaconusrippe ist auch immer vorhanden, aber flacher und schmaler. Das Metastyl schließt die hintere Zahnseite als schmaler, aber gleichbleibend starker Wulst ab.

Eine Wachstumsrinne ist an der Außenwand nie ausgebildet, ebenso fehlt ein labiales Cingulum. Die Postfossette ist tief, trichterförmig und länglicher als die der übrigen laktealen Prämolaren. Das posteriore Cingulum ist eine deutliche, mehrfach geschwungene Leiste in der Mitte der posterioren Zahnseite und im Bereich der Postfossette basalwärts eingekerbt. Im postero-lingualen Cingulum-Bereich kann eine Verdickung in Form eines Knotens gebildet werden. Das hintere Cingulum setzt etwas oberhalb der Basis am Hypoconus an und zieht am Metastyl entlang etwas auf die Externseite bis zur Schmelzbasis.

Die Querjoche ganz frischer Zähne konvergieren, bei abgekauten Zähnen liegen sie mehr oder weniger parallel; der Protoloph ist verkürzt und schmal, der Metaloph etwas länger und breiter. Am Protoloph sind keine Protoconusfurchen vorhanden, am Metaloph ist die vordere Hypoconusfurche noch schwach, die hintere als kurze aber deutliche und tiefe Furche erkennbar; letztere endet im posterioren Cingulum. Der Medisinus ist leicht geschwungen, eng und tief und endet im lingualen Cingulum. Dieses ist immer nur als mehr oder weniger langer Riegel etwas oberhalb der Schmelzbasis zwischen Hypoconus und Protoconus ausgebildet.

Ein anteriores Cingulum ist immer als deutliche aber kurze Leiste vorhanden und zieht an der Basis des Parastyls bis zur Kaufläche und weiter leicht gewellt bis zur Hälfte der labio-lingualen Erstreckung des Protolophs, um mit diesem dort zu verschmelzen; dabei kommt es zur Bildung einer kleinen, nicht sehr tiefen trichterförmigen Präfossette (nach HEISSIG 1984).

Die Sekundärelemente sind etwas komplizierter als bei den übrigen laktealen Prämolaren ausgeprägt: Das Crochet ist immer als einfacher, länglich-schmaler Sporn ausgebildet, der in den Medisinus ragt. Direkt an der Anheftungsstelle des Crochets am Metaloph kommt es sehr häufig zur Bildung von 1-2 internen winzigen Crochetfossetten.

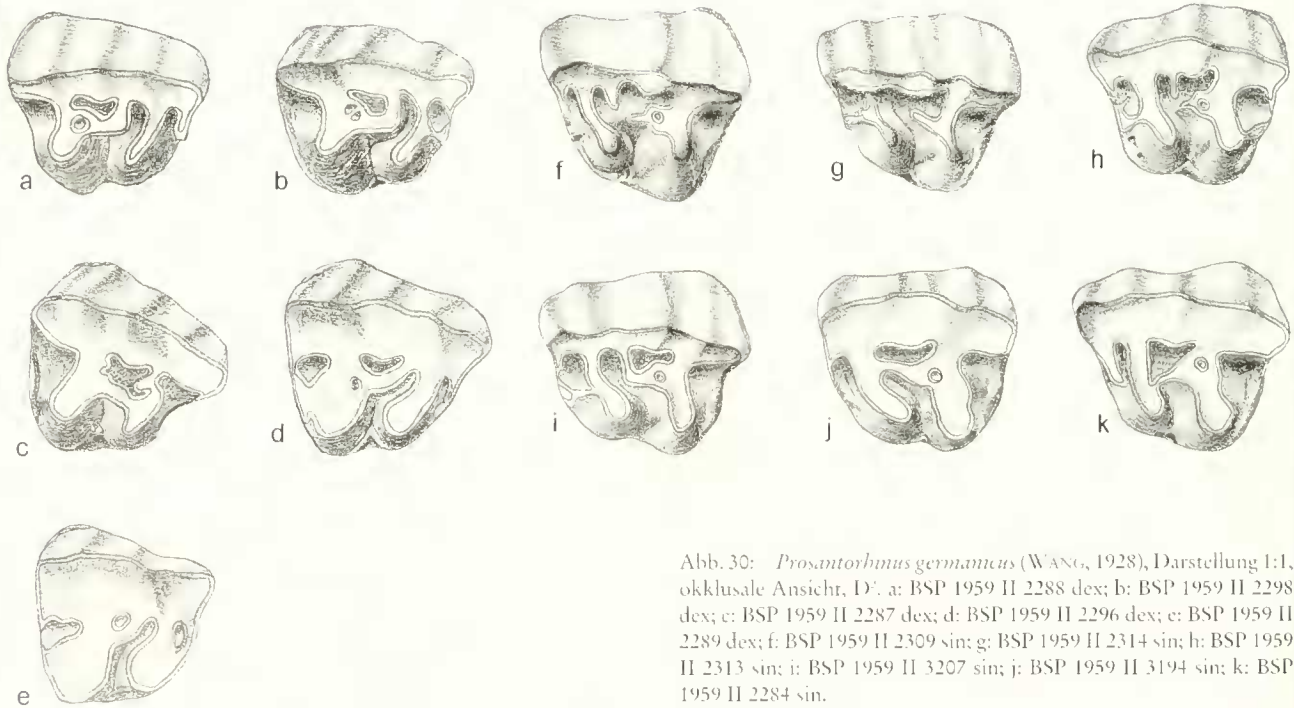


Abb. 30: *Proxantorbium germanicus* (WANG, 1928), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, D<sup>2</sup>. a: BSP 1959 II 2288 dex; b: BSP 1959 II 2298 dex; c: BSP 1959 II 2287 dex; d: BSP 1959 II 2296 dex; e: BSP 1959 II 2289 dex; f: BSP 1959 II 2309 sin; g: BSP 1959 II 2314 sin; h: BSP 1959 II 2313 sin; i: BSP 1959 II 3207 sin; j: BSP 1959 II 3194 sin; k: BSP 1959 II 2284 sin.



Bei den meisten Zähnen ist das Crochet mit der Crista zu einer schmalen Brücke verschmolzen. Ist die Crista nicht mit dem Crochet verbunden, so ragt sie als kurzer, ganz schmaler länglicher Sporn in den Medisinus vor. Bei zwei Zähnen ist die verlängerte, weit in den Medisinus ragende Crista mit dem

Anterocrochet als Brücke verschmolzen und bei zwei weiteren Zähnen an der Stelle, wo sonst eine Crochetgegenfalte ausgebildet sein kann, angewachsen. Eine Crochetgegenfalte ist jedoch bei den oberen D<sup>2</sup> nie vorhanden.

Variabilität der oberen laktealen Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus* (Tab. 28-29, Abb. 31-33)

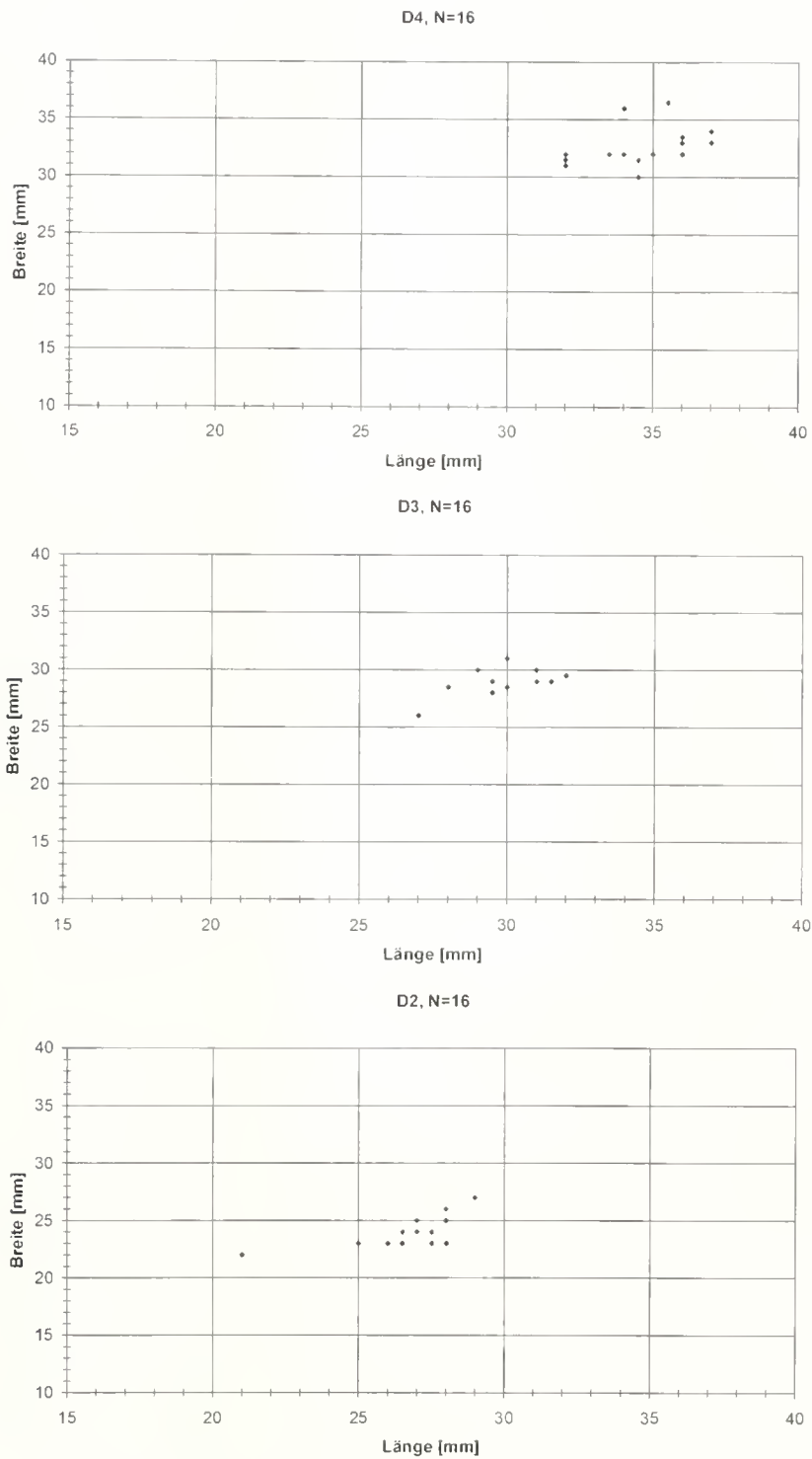


Abb. 31: Streudiagramme zur Breite und Länge der oberen laktealen Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus*. Die oberen laktealen Prämolaren lassen sich anhand der Längen- und Breitenmaße gut unterscheiden.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
D <sup>2</sup>	17	21,0	29,0	8,0	26,8	1,8	6,9	0,45	1,7
D <sup>3</sup>	17	27,0	32,0	5,0	30,1	1,3	4,3	0,31	1,0
D <sup>4</sup>	19	32,0	37,0	5,0	34,4	1,8	5,1	0,40	1,2

Tab. 28: Statistische Kenngrößen zur Länge der oberen laktealen Prämolaren (D<sup>2</sup>- D<sup>4</sup>) von *Prosantorhynchus germanicus*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
D <sup>2</sup>	16	22,0	27,0	5,0	24,1	1,3	5,4	0,33	1,4
D <sup>3</sup>	16	26,0	31,0	5,0	29,0	1,2	4,0	0,29	1,0
D <sup>4</sup>	16	30,0	36,5	6,5	32,7	1,7	5,2	0,43	1,3

Tab. 29: Statistische Kenngrößen zur Breite der oberen laktealen Prämolaren (D<sup>2</sup>- D<sup>4</sup>) von *Prosantorhynchus germanicus*.

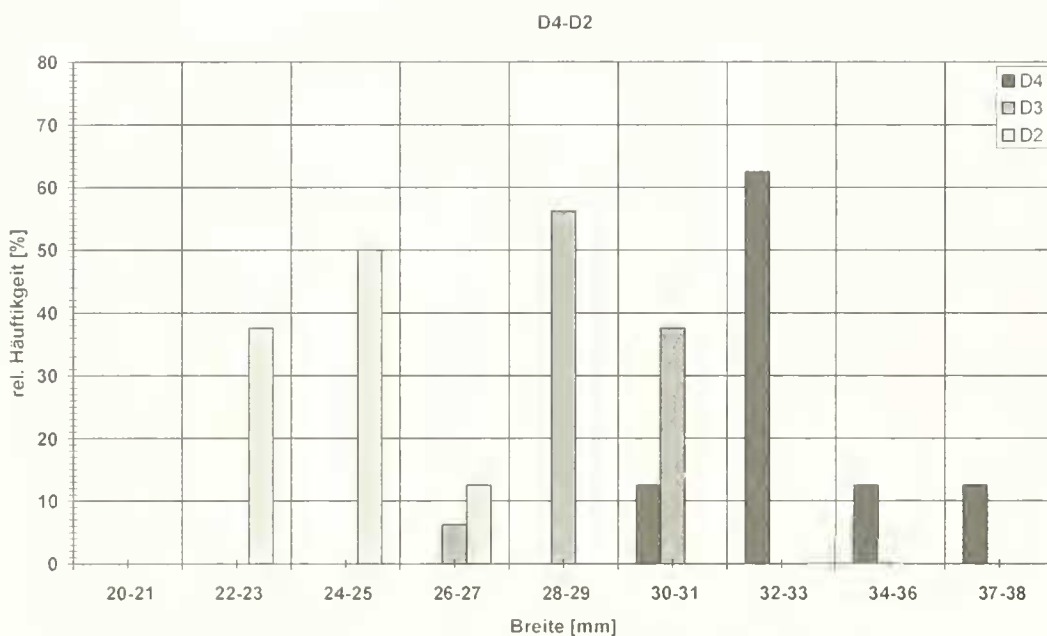


Abb. 32: Häufigkeitsverteilung zur Breite der oberen laktealen Prämolaren von *Prosantorhynchus germanicus*.

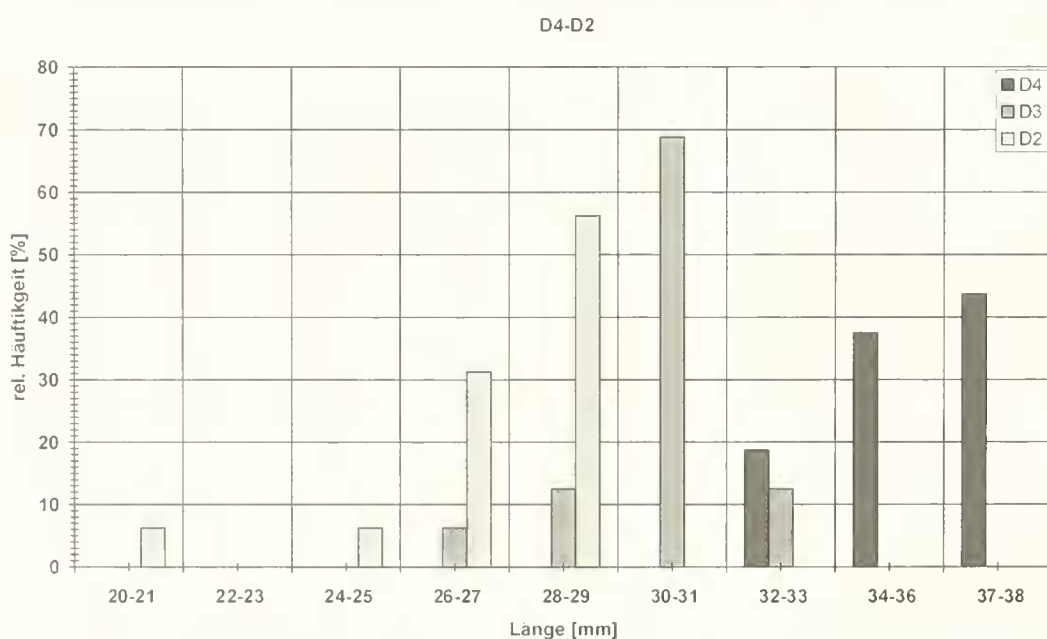


Abb. 33: Häufigkeitsverteilung zur Länge der oberen laktealen Prämolaren von *Prosantorhynchus germanicus*.

## 3.1.7 Obere Incisiven

## Morphologische Beschreibung der weiblichen I'

*Prosantorhinus germanicus* zeigt an den oberen Incisiven den stärksten Geschlechtsdimorphismus unter den drei Arten. Die weiblichen I' (Taf. 3, Fig. 5-8) erreichen etwa nur die Hälfte der Länge der männlichen; der morphologische Aufbau ist bei beiden Geschlechtern sehr ähnlich. Die immer niedrige Krone kann in antero-posteriorer Ausdehnung recht langgestreckt und schmal sein; es gibt aber auch Zähne, die sich im mittleren bzw. postero-labialen Bereich stark verbreitern. Da die Abnutzung des I' durch den unteren I<sub>2</sub> etwas hinter der anterioren Spitze ansetzt, bleibt diese stehen und tritt besonders bei stark abgekauten Zähnen markant hervor.

Die Abkautungsfläche ist labial stärker herausgearbeitet als lingual und zeigt eine zarte, aber deutliche Striation. Oft sind zwei Abkautungsflächen zu erkennen: eine glatt polierte ohne Abkautungsstriemen nahe der anterioren Spitze, die durch die Lippen des Tieres bei der Nahrungsaufnahme entsteht und eine zweite Abkautungsfläche, die oft durch eine kleine Kante von der ersten getrennt ist und deutliche Abkautungsstriemen zeigt, die durch den I<sub>2</sub> herausgearbeitet werden. Eine aufgesetzte, nach lingual verschobene Längskante verläuft immer leicht geschwungen von anterior nach posterior.

Die Ausbildung der Wurzel ist recht variabel, sie ist jedoch immer kurz. Sie kann terminal spitz oder auch als längliche Kante auslaufen. Auch die Breite ist unterschiedlich: meist ist die Wurzel lingual nur leicht, labial jedoch stärker konvex. Unterhalb der Schmelzbasis im Bereich der anterioren und posterioren Kronenspitze ist die Wurzel mehr oder weniger stark eingeschnürt.

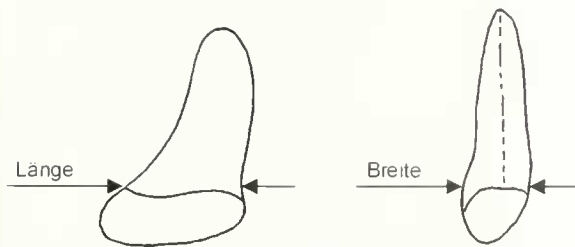


Abb. 34: Definition der Meßstrecken an einem oberen weiblichen I' sin von *Prosantorhinus germanicus* (links labiale Ansicht, rechts anteriore Ansicht).

Diese für *Prosantorhinus germanicus* typische Form der oberen I' ist nach HISSIG (1972: 69) sonst nirgendwo anzutreffen und wird von ihm als späte, eigenständige Spezialisierung dieser Art gedeutet.

## Morphologische Beschreibung der männlichen I'

Die Krone der männlichen I' (Taf. 3, Fig. 1-4) ist ebenso niedrig wie bei den Weibchen, jedoch länger und breiter. Die labiale Verbreiterung am hinteren Zahnteil tritt stärker hervor; die aufgesetzte Längskante verläuft ebenfalls über die ganze Krone, ist jedoch nur im vorderen Zahnteil leicht gewellt. Die deutlich konkave, bei ganz stark abgekauten Zähnen sogar plane Abkautungsfläche ist labial stärker herausgearbeitet als lingual. Es können sich bis zu drei Abkautungsflächen bilden, die durch eine mehr oder weniger deutliche Kante oder auch eben ineinander übergehen.

Im Bereich der anterioren Spitze, die bei den Männchen noch markanter stehenbleibt, da die Abkautung erst dahinter ansetzt, befindet sich eine kleine, glatt polierte Fläche, die ebenfalls durch die Lippen des Tieres bei der Nahrungsaufnahme entsteht. Dahinter folgt eine zweite Fläche die nur zarte Abkautungsstriemen zeigt und eine dritte, die die ganze hintere Zahnhälfte einnimmt mit meist sehr deutlicher und tiefer Striation. Je nach Abkautungsgrad bleibt auch zunächst im hinteren Zahnteil noch eine Spitze stehen, die schließlich durch die Abkautung auch noch ganz verschwindet. Die Wurzel ist ebenfalls kurz, läuft aber terminal nie spitz, sondern immer als längliche Kante aus. Lingual ist die Wurzel leicht, labial stärker konvex. Unterhalb der Schmelzbasis im Bereich der lingualen und labialen Kronenspitze ist die Wurzel mehr oder weniger stark eingeschnürt.

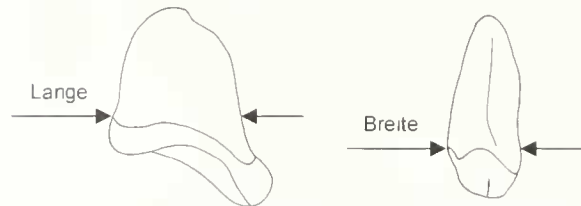


Abb. 35: Definition der Meßstrecken an einem oberen männlichen I' dex von *Prosantorhinus germanicus* (links labiale Ansicht, rechts anteriore Ansicht).

BSP 1959 II	3038	3037	408	3039	3576	3577	3044	3045	3042	3046	3048	3047	3049	3051	3081
Länge [mm]	15,5	20	16	15	21	23	18	15	17,5	19	20	16	17	18	25
Breite [mm]	11	13	11	10,5	11	11,5	10,5	10	10	13	12	10,5	11	19,5	13

Tab. 30: Längen- und Breitenmaße der oberen weiblichen I' von *Prosantorhinus germanicus*.

BSP 1959 II	3031	3028	3019	3016	3020	3032	3035	3033	3030	3027	3024	3021
Länge [mm]	36	38	36	34	30	33,5	36	37	36	36	29	39
Breite [mm]	17,5	21,5	21	19	16	19	17	21	19	19	18,5	21

Tab. 31: Längen- und Breitenmaße der oberen männlichen I' von *Prosantorhinus germanicus*.

## 3.1.8 Untere Molaren

Materialliste der 143 unteren Molaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

34	M <sub>1</sub>	BSP 1959 II 2547, 2549-2552, 2554, 2556, 2557, 2559-2564, 2567-2569, 2571, 2573, 2576, 2578, 2580-2585, 2588-2590, 2592, 2595, 3488, 3492
16	M <sub>1</sub>	BSP 1959 II 2548, 2555, 2558, 2565, 2566, 2572, 2574, 2575, 2577, 2579, 2586, 2587, 2591, 2593, 2594, 2597 (fragm.)
34	M <sub>2</sub>	BSP 1959 II 2553, 2599-2609, 2611-2613, 2615, 2617-2621, 2623, 2625-2627, 2859, 2860, 2862-2864, 2866-2869
15	M <sub>2</sub>	BSP 1959 II 2598, 2614, 2616, 2622, 2624, 2628-2629, 2631-2634, 2861, 2865, 2870, 2871 (fragm.)
26	M <sub>1</sub>	BSP 1959 II 2403, 2406, 2407, 2410-2416, 2418, 2420, 2421, 2423, 2425, 2426, 2432, 2438, 2440, 2442-2447, 2450
18	M <sub>1</sub>	BSP 1959 II 2400-2402, 2404, 2405, 2408, 2409, 2417, 2419, 2424, 2427-2429, 2439, 2441, 2448, 2449, 4552 (fragm.)

Morphologische Merkmale und Variabilität am M<sub>1</sub>  
(Taf. 1, Fig. 1-5)

Der M<sub>1</sub> (Taf. 1, Abb. 1-5) ist der hinterste und längste Molar im Unterkiefer; er erscheint lange nach dem Zahnwechsel als letzter Backenzahn und ist deshalb meist nur gering abgekaut. Das Talonid ist immer länger als das Trigonid, das Hypolophid ist lingual weiter geöffnet bzw. weiter nach hinten gebogen. Die posteriore Zahnwurzel ist etwas nach hinten gespreizt, da kein Zahn im Unterkiefer mehr folgt und somit genügend Platz vorhanden ist. Außen- und Innenschenkel des Metalophids bilden nahezu einen rechten Winkel, Außen- und Innenschenkel des Hypolophids bilden einen stumpfen Winkel. Das Trigonid wirkt dadurch etwas eckiger, das Talonid – besonders postero-labial – breit gerundet. Bei frischen Zähnen ist zu beobachten, daß der Außenschenkel des Hypolophids leicht gerundet, aber steil nach vorn abfällt; gegenüber dem Hypolophid-Innenschenkel ist der Außenschenkel recht kurz. Die Außenfurche ist am M<sub>1</sub> von allen Unterkiefer-Zähnen am weitesten nach vorn geneigt; sie kann sehr variabel ausgebildet sein: V-förmig und tief, U-förmig und weit, basal bis etwa zur Hälfte der Außenwand sehr weit, und im oberen Teil aber V-förmig und tief.

Ein labiales Cingulum fehlt bei fast allen Zähnen, selten kann ein zarter Saum direkt an der Schmelzbasis vorhanden sein. Rund um den ganzen Zahn ist meist immer eine deutliche Horizontalstreifung ausgebildet. Eine Entoconidrinne ist vorwiegend an der Basis bis etwa 1cm oberhalb davon meist als schwache senkrechte Eindellung zu erkennen.

Ein anteriores Cingulum ist immer ausgebildet und zieht meist in Form von zwei mehr oder weniger starken Leisten schräg, etwas oberhalb der Basis des Paraconids und etwas schwächer auch an der Basis des Paralophids, leicht gewellt bis zur Zahnmitte. Durch die Druckkurve des M<sub>2</sub> ist das anteriore Cingulum jedoch immer mehr oder weniger stark abgenutzt und daher nur noch schwach erkennbar.

Das posteriore Cingulum ist auch immer vorhanden, aber recht variabel ausgebildet: meist als Zapfen direkt an der Schmelzbasis, manchmal als Saum direkt an der Basis mit einem in der Mitte sitzenden Zapfen oder nur als mehr oder weniger starker Saum direkt an der Schmelzbasis. Da der M<sub>1</sub> der letzte Zahn im Unterkiefer ist, ist das posteriore Cingulum immer deutlich als solches erkennbar und nie durch Druckkurve abgenutzt.

Bei den meisten Zähnen ist überhaupt kein linguales Cingulum ausgebildet, manchmal verläuft es jedoch vom Paralophid als verlängerter Saum schräg nach basal bis etwas oberhalb der Schmelzbasis, seltener ist es als Saum etwas oberhalb der Schmelzbasis des Talonids zu erkennen. Eine Rinne in der Talonidgrube ist immer vorhanden und läuft bei den meisten Zähnen lingual in Höhe der Schmelzbasis aus; selten endet sie oberhalb der Schmelzbasis.

Morphologische Merkmale und Variabilität an M<sub>2</sub> und M<sub>1</sub>  
(Taf. 1, Fig. 6-19)

Gemeinsamkeiten: Das posteriore Cingulum ist immer als starke Leiste ausgebildet, die postero-labial etwas oberhalb der Basis ansetzt und schräg nach okklusal bis etwa zur Zahnmitte zieht, wo sie sichelförmig ausläuft; postero-lingual fehlt das Cingulum immer. Durch die Druckkurve des Nachbarzahnes

## Tafel I

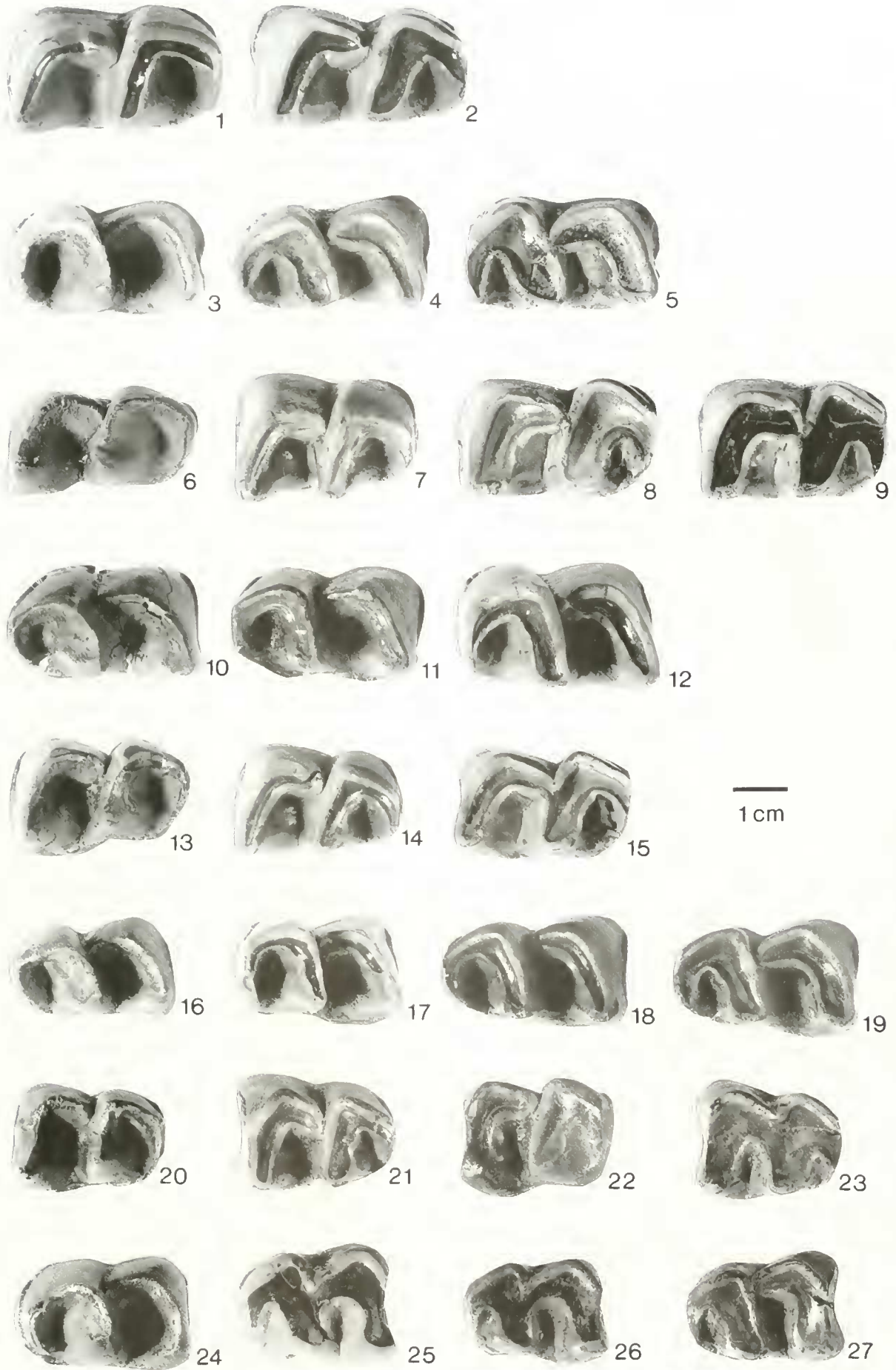
*Prozantorhynchus germanicus* (WANG, 1928)

Darstellung I:1, okklusale Ansicht, Externseite zeigt nach oben; soweit möglich werden Abkautungsreihen abgebildet (1-2; 3-5; 6-9; 10-12; 13-15; 16-19; 20-23; 24-27), d.h. verschiedene Abkautungsstadien der jeweiligen Zahnposition vom frischen Zahn (ganz links) bis zum stärker abgekauten Zahn (ganz rechts).

Fig. 1: M<sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 2567.  
Fig. 2: M<sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 2556.  
Fig. 3: M<sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 2582.  
Fig. 4: M<sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 2571.  
Fig. 5: M<sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 2590.  
Fig. 6: M<sub>2</sub> sin, BSP 1959 II 2611.  
Fig. 7: M<sub>2</sub> sin, BSP 1959 II 2623.  
Fig. 8: M<sub>2</sub> sin, BSP 1959 II 2554.  
Fig. 9: M<sub>2</sub> sin, BSP 1959 II 2627.

Fig. 10: M<sub>2</sub> dex, BSP 1959 II 2868.  
Fig. 11: M<sub>2</sub> dex, BSP 1959 II 2864.  
Fig. 12: M<sub>2</sub> dex, BSP 1959 II 2869.  
Fig. 13: M<sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 2415.  
Fig. 14: M<sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 2413.  
Fig. 15: M<sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 4510.  
Fig. 16: M<sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 2432.  
Fig. 17: M<sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 2431.  
Fig. 18: M<sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 2445.

Fig. 19: M<sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 2430.  
Fig. 20: P<sub>4</sub> sin, BSP 1959 II 3428.  
Fig. 21: P<sub>4</sub> sin, BSP 1959 II 2842.  
Fig. 22: P<sub>4</sub> sin, BSP 1959 II 2858.  
Fig. 23: P<sub>4</sub> sin, BSP 1959 II 2841.  
Fig. 24: P<sub>4</sub> dex, BSP 1959 II 2830.  
Fig. 25: P<sub>4</sub> dex, BSP 1959 II 3473.  
Fig. 26: P<sub>4</sub> dex, BSP 1959 II 2826.  
Fig. 27: P<sub>4</sub> dex, BSP 1959 II 2835.



PETER, K.: Odontologie der Nashornverwandten (Rhinocerotidae) aus dem Miozän (MN 5) von Sandelzhausen (Bayern)

ist jedoch das posteriore Cingulum meist stark abgenutzt. Das labiale Cingulum fehlt meist, gelegentlich kann es an oder etwas oberhalb der Schmelzbasis als zarter Saum vorhanden sein.

Talonid und Trigonid sind wie bei  $M_3$  ausgebildet und das Hypolophid ebenfalls lingual weiter geöffnet bzw. nach hinten gestreckt. Bei frischen Zähnen ist das Talonid stets niedriger als das Trigonid. Eine Entoconidrinne ist immer zu erkennen: entweder als schwache senkrechte Eindellung direkt an der Schmelzbasis bis etwa zur Zahnmitte oder als kurze flache Rinne nur in der Mitte des Entoconids.

Die Außenturche ist noch deutlich, aber nicht mehr so stark wie bei  $M_3$  nach vorn geneigt. Sie ist unterschiedlich ausgebildet: bei den meisten Zähnen ist sie von der Schmelzbasis bis zur Kaufläche als V-förmige und tiefe Rinne zu erkennen, bei manchen Zähnen ist sie basal weit und U-förmig und erst nach okklusal hin tief und V-förmig ausgebildet. Bei frischen Zähnen fällt der Außenschenkel des Hypolophids leicht abgerundet, aber steil nach vorn ab. Rund um  $M_2$  und  $M_1$  ist eine deutliche Horizontalstreifung erkennbar.

Unterschiede: Der zweite untere Molar (Taf. 1, Fig. 6-12) ist nur wenig kürzer und schmaler als der  $M_3$ , unterscheidet sich aber deutlich von diesem durch die Ausbildung des posterioren Cingulums. Der  $M_1$  (Taf. 1, Fig. 13-19) ist etwas kürzer, schmaler und niedriger als die übrigen. Er erscheint als erster Molar vor dem Zahnwechsel und ist deshalb immer am stärksten von allen Molaren abgekaut. Da isolierte  $M_1$  und  $M_2$  durch ihre Uniformität schwer zu unterscheiden sind, erfolgte die Bestimmung der Zahnpositionen anhand von Unterkiefer-Zahnreihen.

Ein anteriores Cingulum ist am  $M_2$  immer als deutlicher Saum vorhanden, der meist nur schräg etwas oberhalb der Basis des Paraconids, manchmal auch etwas oberhalb der Basis des Paralophids zur Kaufläche zieht, wo dann auf halber Höhe des Zahnes beide Cingulum-Leisten als halbmondförmiger Saum zusammenlaufen. Auch das anteriore Cingulum ist durch die Druckusur des vorangehenden Zahnes meist stark abgenutzt. Ein anteriores Cingulum ist auch am  $M_1$  in Form von zwei Leisten vorhanden, die jedoch im Gegensatz zum  $M_2$  etwas höher über der Schmelzbasis des Paraconids und Paralophids ansetzen und sichelförmig auf halber Höhe der anterioren Zahnseite auslaufen.

Bei 50% der  $M_2$  ist ein linguales Cingulum nicht vorhanden; manchmal ist es jedoch auch als Saum etwas oberhalb der Schmelzbasis des Trigonids oder gelegentlich als kleiner Riegel etwas oberhalb der Schmelzbasis an der Talonidgrube ausgebildet. Bei fast allen  $M_1$  fehlt ein linguales Cingulum; selten ist es als kleiner Riegel etwas oberhalb der Schmelzbasis an der Talonidgrube ausgebildet und nur bei zwei Zähnen ist es als Saum etwas über der Schmelzbasis des Trigonids zu erkennen.

Die Trigonidgrube am  $M_2$  ist eng und hat steile Innenwände, die Talonidgrube ist weit; die Rinne in der Talonidgrube kann ebenso häufig in der Höhe der Schmelzbasis wie auch oberhalb davon enden. Am  $M_1$  liegt die Trigonidgrube etwas höher und ist enger, die Talonidgrube ist ebenfalls enger und etwas kleiner als bei  $M_2$ ; die Rinne in der Talonidgrube endet am  $M_1$  – bis auf wenige Ausnahmen – oberhalb der Schmelzbasis.

	$M_3$	$M_2$	$M_1$
Zahnwechsel	erscheint lange nach dem Zahnwechsel, ist deshalb meist nur gering abgekaut	erscheint unmittelbar nach dem Zahnwechsel, ist meist im Trigonid-Bereich starker abgekaut	erscheint als erster Molar vor dem Zahnwechsel, ist deshalb am stärksten von allen Molaren abgekaut
Außenfurche	von allen Molaren am weitesten nach vorn geneigt	ist noch deutlich erkennbar, aber nicht mehr so stark wie bei $M_3$ nach vorn geneigt	
posteriores Cingulum	meist als Zapfen oder auch als Saum direkt an der Schmelzbasis ausgebildet und nie durch Druckusur abgenutzt	immer als starke Leiste ausgebildet, die postero-labial etwas oberhalb der Basis ansetzt und schrag nach okklusal bis etwa auf halbe Höhe des Zahnes zieht, wo sie sichelförmig ausläuft	
anteriores Cingulum	immer als deutlicher Saum vorhanden, der meist nur schräg, etwas oberhalb der Basis des Paraconids, manchmal auch etwas oberhalb der Basis des Paralophids zur Kaufläche zieht, wo dann auf halber Höhe des Zahnes beide Cingulumleisten als halbmondförmiger Saum zusammenlaufen	als deutliche Leiste erkennbar, die - im Gegensatz zu $M_3$ und $M_2$ - etwas höher über der Schmelzbasis des Paraconids ansetzt und sichelförmig auf halber Höhe der anterioren Zahnseite ausläuft, antero-lingual fehlt es meist	
Trigonidgrube	ist eng mit steilen Innenwänden		liegt höher und ist noch enger als bei den übrigen Molaren
Wurzel	die posteriore Zahnwurzel ist etwas nach hinten gespreizt, da kein Zahn im Kiefer mehr folgt	anteriore und posteriore Zahnwurzel sitzen senkrecht im Kiefer	

Tab. 32: Morphologische Unterscheidungskriterien und Gemeinsamkeiten der unteren Molaren von *Prosantorhynchus germanicus*.


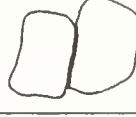
Variabilität morphologischer Merkmale der unteren Molaren ( $M_3$ - $M_1$ ) von *Prosantorhynchus germanicus*  
(Tab. 33-38, Abb. 36-38)

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{V}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{V}}$ [mm]	$V_{\bar{V}}$ [%]
$M_1$	31	29.0	37.0	8.0	32.5	1.9	5.9	0,34	1,1
$M_2$	39	23.0	39.0	16.0	34.1	3,0	8,7	0,48	1,4
$M_3$	34	35.0	41.0	6.0	38,0	1,6	4,2	0,27	0,7

Tab. 33: Statistische Kenngrößen zur Länge der unteren Molaren ( $M_1$ - $M_3$ ) von *Prosantorhynchus germanicus*.

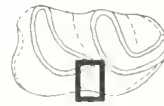
Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{V}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{V}}$ [mm]	$V_{\bar{V}}$ [%]
$M_1$	42	20.0	28.0	8.0	22,2	1,3	5,9	0,20	0,9
$M_2$	45	20.0	25.0	5.0	22,2	1,4	6,1	0,20	0,9
$M_3$	45	20.0	24.0	4.0	22,4	1,0	4,4	0,15	0,7

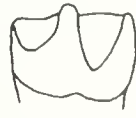


Tab. 34: Statistische Kenngrößen zur Breite der unteren Molaren ( $M_1$ - $M_3$ ) von *Prosantorhynchus germanicus*.

Merkmals- ausprägung	Schema	$M_3$		$M_2$		$M_1$	
		K	$p_o=67\%$ <b>50%</b> $p_u=33\%$	K	$p_o=48\%$ <b>35%</b> $p_u=22\%$	K	$p_o=44\%$ <b>29%</b> $p_u=16\%$
A		19		17		12	
B		19		32		30	
		n=38		n=49		n=42	

Tab. 35: Merkmalskomplex: labiale Furche an den unteren Molaren ( $M_1$ - $M_3$ ) von *Prosantorhynchus germanicus*.

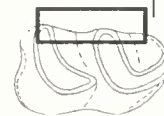
- A Die labiale Furche zwischen Talonid und Trigonid ist U-förmig und flach ausgebildet.  
B Die labiale Furche zwischen Talonid und Trigonid ist V-förmig und tief ausgebildet.



Merkmals- ausprägung	Schema	$M_3$		$M_2$		$M_1$	
		K	$p_o=78\%$ <b>65%</b> $p_u=48\%$	K	$p_o=67\%$ <b>51%</b> $p_u=35\%$	K	$p_o=92\%$ <b>83%</b> $p_u=67\%$
A		28		22		34	
B		11		14		5	
C		4		7		2	
		n=43		n=43		n=41	

Tab. 36: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den unteren Molaren ( $M_1$ - $M_3$ ) von *Prosantorhynchus germanicus*.

- A Das linguale Cingulum fehlt.  
B Das linguale Cingulum ist als kleiner Riegel etwas unterhalb der Basis der Talonidgrube ausgebildet.  
C Das linguale Cingulum ist als Saum etwas oberhalb der Schmelzbasis des Trigonids ausgebildet und reicht bis zur Zahnmitte.



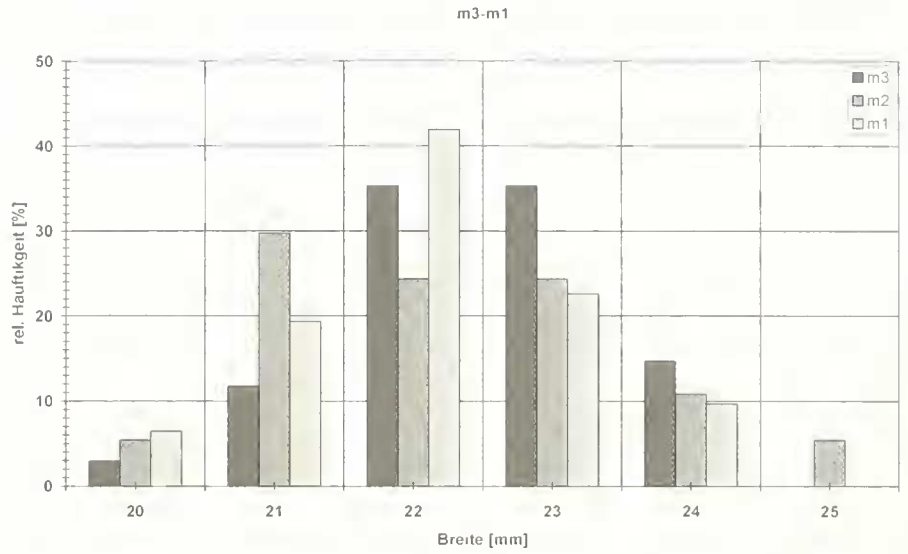


Abb. 36: Häufigkeitsverteilung zur Breite der unteren Molaren von *Prosantorhinus germanicus*.

Merkmalsausprägung	Schema	M <sub>3</sub>		M <sub>2</sub>		M <sub>1</sub>	
		K		K		K	
A		41	p <sub>o</sub> =98% p <sub>u</sub> =82%	38	p <sub>o</sub> =85% p <sub>u</sub> =62%	24	p <sub>o</sub> =75% p <sub>u</sub> =43%
B		3	p <sub>o</sub> =18% p <sub>u</sub> =2%	11	p <sub>o</sub> =37% p <sub>u</sub> =12%	15	p <sub>o</sub> =53% p <sub>u</sub> =23%
C		0	p <sub>o</sub> =8% p <sub>u</sub> =0%	1	p <sub>o</sub> =11% p <sub>u</sub> =0%	1	p <sub>o</sub> =13% p <sub>u</sub> =0%
		n=44		n=50		n=40	

Tab. 37: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den unteren Molaren (M<sub>1</sub>-M<sub>3</sub>) von *Prosantorhinus germanicus*.

- A Das labiale Cingulum fehlt.
- B Das labiale Cingulum ist als zarter Saum an der Schmelzbasis ausgebildet.
- C Das labiale Cingulum ist als starker Saum an der Schmelzbasis ausgebildet.



Merkmalsausprägung	Schema	M <sub>3</sub>		M <sub>2</sub>		M <sub>1</sub>	
		K		K		K	
A		3	p <sub>o</sub> =20% p <sub>u</sub> =2%	17	p <sub>o</sub> =62% p <sub>u</sub> =27%	31	p <sub>o</sub> =98% p <sub>u</sub> =76%
B		39	p <sub>o</sub> =98% p <sub>u</sub> =78%	20	p <sub>o</sub> =71% p <sub>u</sub> =36%	3	p <sub>o</sub> =23% p <sub>u</sub> =2%
		n=42		n=37		n=34	

Tab. 38: Merkmalskomplex: Rinne in der Talonidgrube an den unteren Molaren (M<sub>1</sub>-M<sub>3</sub>) von *Prosantorhinus germanicus*.

- A Die Rinne in der Talonidgrube endet oberhalb der Schmelzbasis.
- B Die Rinne in der Talonidgrube läuft lingual in Höhe der Schmelzbasis aus.





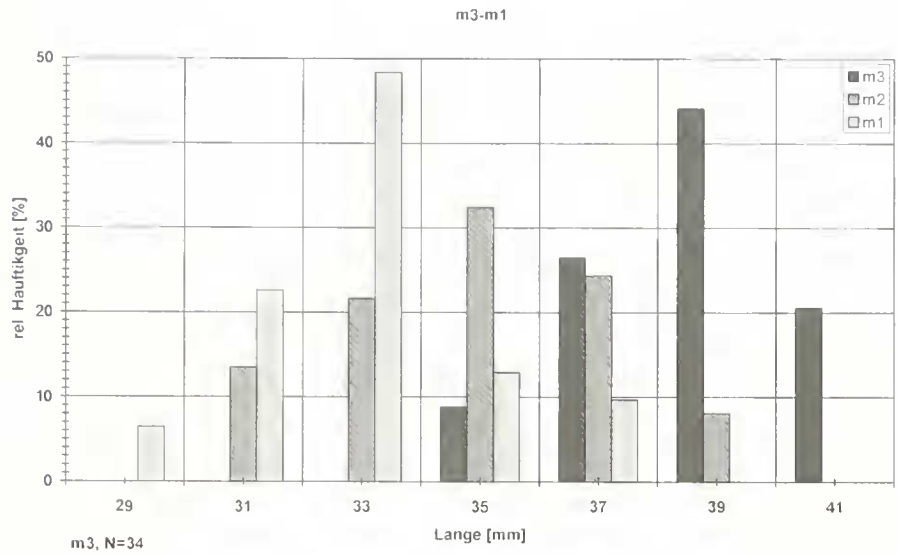


Abb. 37: Häufigkeitsverteilung zur Länge der unteren Molaren von *Prosantorhynchus germanicus*.

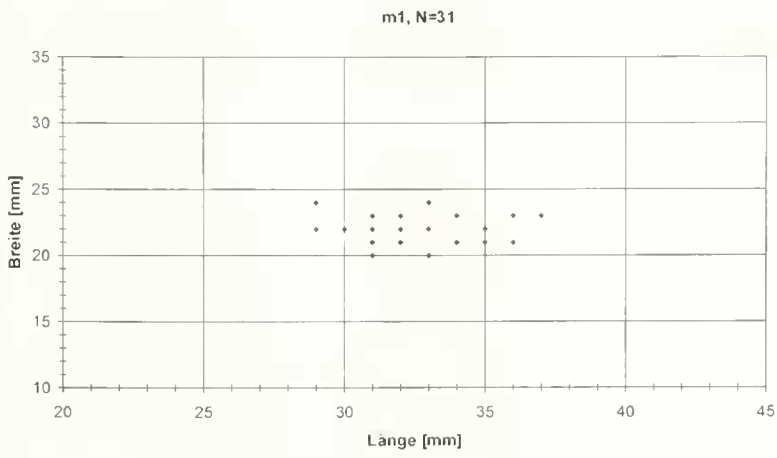
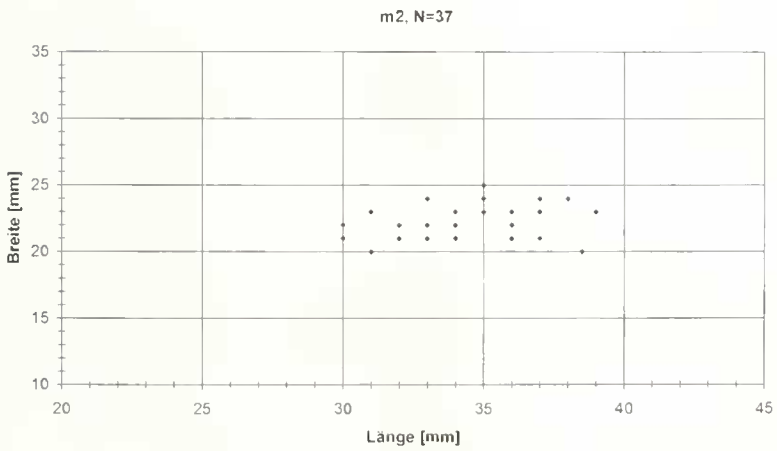
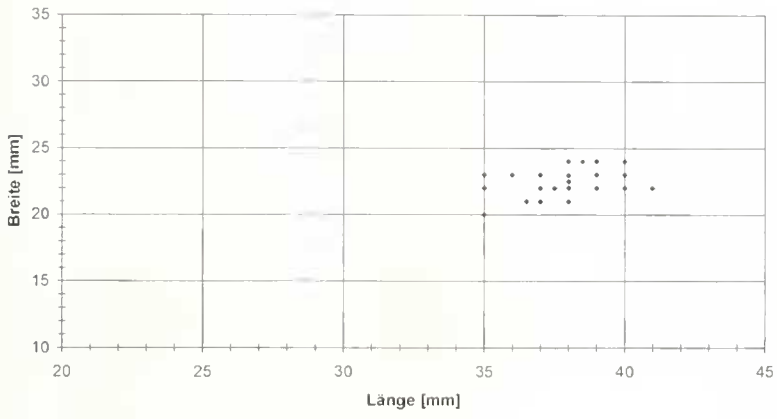


Abb. 38: Streudiagramme zur Länge und Breite der unteren Molaren von *Prosantorhynchus germanicus*. Die unteren Molaren sind anhand der Breitenmaße nicht unterscheidbar, sie differieren auch in den Längenwerten nur geringfügig; d.h. nur der  $M_1$  ist eindeutig von den übrigen Molaren zu trennen; der  $M_2$  streut am weitesten in den Längenwerten.

## 3.1.9 Untere Prämolaren

Materialliste der 105 unteren Prämolaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

23	P <sub>1</sub> BSP 1959 II 2826, 2828-2830, 2832, 2834, 2835, 2837, 2839-2843, 2845, 2848, 2851, 2852, 2854, 2855, 2858, 2859, 3428, 3473
14	P <sub>1</sub> BSP 1959 II 2827, 2831, 2833, 2836, 2838, 2844, 2846, 2847, 2849, 2850, 2853, 2856, 2857, 4506 (fragm.)
19	P <sub>1</sub> BSP 1959 II 2799, 2803, 2804-2806, 2809-2811, 2812, 2815-2819, 2821-2824, 4498
10	P BSP 1959 II 2798, 2800, 2801, 2802, 2808, 2813, 2814, 2820, 2825, 4501 (fragm.)
22	P <sub>1</sub> BSP 1959 II 2765, 2767, 2768, 2771, 2772-2782, 2784, 2787, 2788, 2790 2792
14	P <sub>1</sub> BSP 1959 II 2766, 2769, 2783, 2785, 2786, 2789, 2793 2797, 3364, 3368, 4489 (fragm.)
3	P BSP 1959 II 3107, 3108, 4500

Morphologische Merkmale und Variabilität am P<sub>1</sub>

Der letzte Prämolare (Taf. 1, Fig. 20-27) ist deutlich kürzer als der M<sub>1</sub>; Talonid und Trigonid sind – im Gegensatz zu den Molaren – gleich lang. Außen- und Innenschenkel des Metalophids sind spitzwinklig gegeneinander geknickt. Der Außenschenkel des Hypolophids ist sehr kurz und bildet mit dem Hypolophid-Innenschenkel nahezu einen rechten Winkel. Bei frischen Zähnen fällt der Außenschenkel des Hypolophids nicht wie bei den Molaren steil und gerundet nach vorn ab, sondern ist horizontal am Metalophid Innenschenkel angeheftet.

Das posteriore Cingulum ist immer als deutliche Leiste ausgebildet, die postero-labial etwas oberhalb der Basis ansetzt und schräg nach okklusal zieht, wo sie etwa in der Zahnmitte sichelförmig ausläuft; postero-lingual fehlt das Cingulum immer. Durch die Druckusur des nachfolgenden M<sub>1</sub> ist das posteriore Cingulum ebenso wie der Zahnschmelz am hinteren Teil des Hypolophid-Innenschenkels meist stark abgenutzt und nur bei frischen Zähnen erkennbar.

Ein anteriores Cingulum ist ebenfalls immer in Form von zwei markanten Säumen vorhanden, die schräg, etwas oberhalb der Basis des Paraconids und Paralophids Richtung Kaufläche ziehen, wobei etwa in der Mitte der anterioren Zahnseite beide Cingulumsäume halbmondförmig zusammenlaufen. Auch das anteriore Cingulum und der Zahnschmelz am Paralophid sind durch Druckusur des vorangehenden P<sub>3</sub> stark abgenutzt.

Ein linguales Cingulum fehlt bei den meisten P<sub>3</sub>; selten ist es als zarter Saum an der Schmelzbasis oder im Trigonidbereich erkennbar. Labial ist ebenfalls fast nie ein Cingulum vorhanden; manchmal ist nur ein zarter Saum an der Schmelzbasis ausgebildet und noch seltener tritt ein kleiner Riegel im Bereich der Außenfurchung etwas oberhalb der Basis auf.

Die labiale Furchung ist noch schwächer nach vorn geneigt als bei M<sub>1</sub>; sie ist von allen Prämolaren und Molaren am variabelsten ausgebildet: Bei der Mehrzahl der Zähne ist sie V-förmig, aber nicht so tief wie bei den Molaren; des Weiteren gibt es viele Zähne mit gleichmäßig weiter und U-förmiger Außenfurchung, aber auch P<sub>3</sub>, bei denen basal keine Furchung erkennbar ist, okklusal jedoch ein weites, U-förmiges Tal. Der Hypolophid-Innenschenkel ist lingual weiter nach vorne gebogen, so daß die Talonidgrube enger ausgebildet ist. Die Rinne in der Talonidgrube endet bei allen Zähnen weit oberhalb der Schmelzbasis. Eine Entoconidrinne fehlt fast immer, nur selten ist sie als ganz schwache senkrechte Eindellung – vorwiegend im mittleren Zahnteil – noch erkennbar. Die Trigonidgrube ist schmaler und enger als bei den Molaren mit steil abfallenden Wänden. Rund um den ganzen Zahn ist eine deutliche Horizontalstreifung erkennbar.

Morphologische Merkmale und Variabilität am P<sub>1</sub>

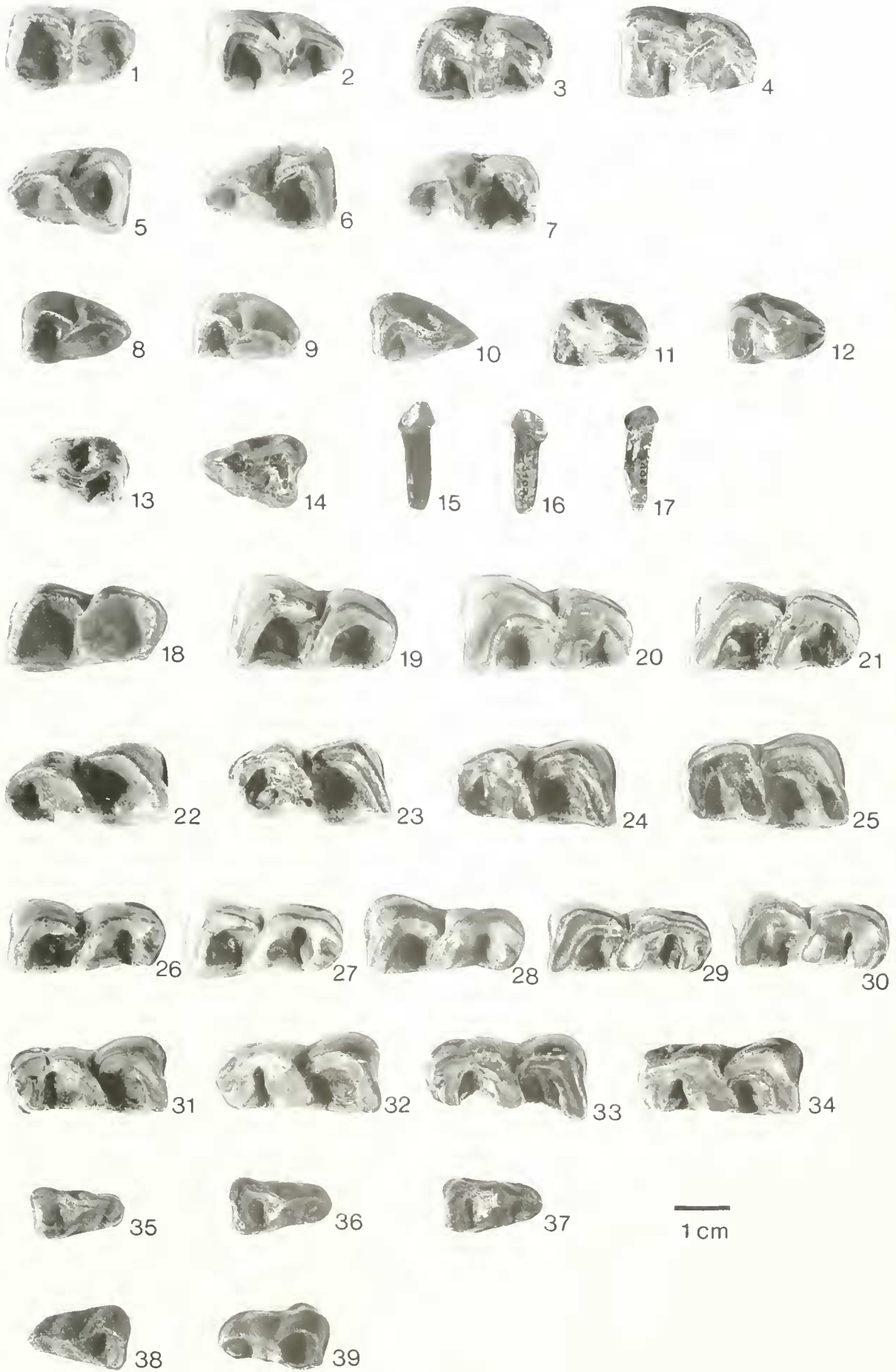
Der P<sub>1</sub> (Taf. 2, Fig. 1-7) ist wesentlich kürzer als der P<sub>3</sub> und im vorderen Teil deutlich verschmälert. Das Paralophid bildet nur noch einen kurzen Haken, so daß die Vorderseite des Zah-

## Tafel 2

*Proantorbimus germanicus* (WANG, 1928)

Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, Externseite zeigt nach oben; soweit möglich werden Abkautungsreihen gezeigt (1-4; 5-7; 8-12; 13-14; 18-21; 22-25; 26-30; 31-34; 35-37; 38-39), d. h. verschiedene Abkautungsstadien der jeweiligen Zahnposition vom frischen Zahn (ganz links) bis zum stärker abgekauten Zahn (ganz rechts).

Fig. 1: P <sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 2822.	Fig. 15: P <sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 4500	Fig. 26: D <sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 2470.
Fig. 2: P <sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 2821.	(linguale Ansicht).	Fig. 27: D <sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 4539.
Fig. 3: P <sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 2816.	Fig. 16: P <sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 3107	Fig. 28: D <sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 2454.
Fig. 4: P <sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 4498.	(linguale Ansicht).	Fig. 29: D <sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 2463.
Fig. 5: P <sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 2805.	Fig. 17: P <sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 3108	Fig. 30: D <sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 2466.
Fig. 6: P <sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 2800.	(labiale Ansicht).	Fig. 31: D <sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 2453.
Fig. 7: P <sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 2801.	Fig. 18: D <sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 297.	Fig. 32: D <sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 2460.
Fig. 8: P <sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 2795.	Fig. 19: D <sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 2478.	Fig. 33: D <sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 2462.
Fig. 9: P <sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 2785.	Fig. 20: D <sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 2488.	Fig. 34: D <sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 2456.
Fig. 10: P <sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 2765.	Fig. 21: D <sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 2492.	Fig. 35: D <sub>2</sub> sin, BSP 1959 II 2757.
Fig. 11: P <sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 304.	Fig. 22: D <sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 2490.	Fig. 36: D <sub>2</sub> sin, BSP 1959 II 2758.
Fig. 12: P <sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 2767.	Fig. 23: D <sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 3166.	Fig. 37: D <sub>2</sub> sin, BSP 1959 II 2764.
Fig. 13: P <sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 2781.	Fig. 24: D <sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 4529.	Fig. 38: D <sub>2</sub> dex, BSP 1959 II 2496.
Fig. 14: P <sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 2773.	Fig. 25: D <sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 2493.	Fig. 39: D <sub>2</sub> dex, BSP 1959 II 2755.





nes dreieckig zugerundet ist. Innen- und Außenschenkel des Hypolophids bilden meist einen spitzen, selten einen rechten Winkel; Innen- und Außenschenkel des Metalophids bilden einen stumpfen Winkel. Wie bei  $P_4$  ist der Außenschenkel des Hypolophids horizontal am Metalophid-Innenschenkel angeheftet. Das Trigonid ist immer länger als das Talonid ausgebildet und bei frischen Zähnen deutlich höher.

Ein anteriores Cingulum ist immer in Form von zwei zarten Säumen erkennbar, die etwas oberhalb der Basis des Paraconids und Paralophids schräg Richtung Kaufläche ziehen; in der Mitte des Zahnes laufen beide Säume halbmondförmig zusammen. Das anteriore Cingulum ist ebenfalls durch Druckusur des  $P_2$  abgenutzt, jedoch nicht so stark wie bei den folgenden Zähnen und nur im oberen Zahnteil nahe der Kaufläche. Ein posteriores Cingulum ist ebenfalls immer als deutliche Leiste ausgebildet, die postero-labial etwas oberhalb der Basis ansetzt und schräg bis zur Zahnmitte zieht, wo sie si-

chelförmig ausläuft. Die Abnutzung des posterioren Cingulums durch Druckusur ist nur bei stark abgekauten Zähnen markant. Ein linguales Cingulum fehlt ebenso wie ein labiales.

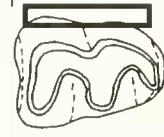
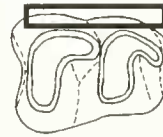
Die Außenfurche steht bei den meisten Zähnen senkrecht oder ist gelegentlich leicht nach vorn geneigt; sie ist – wie bei  $P_4$  – sehr variabel gestaltet: meist weit, U-förmig und flach, manchmal auch V-förmig und tief. Meist ist es jedoch eine Kombination: basal ist keine Furche erkennbar, in der Zahnmitte befindet sich eine weite, U-förmige Eindellung, die okklusal spitz und V-förmig ausläuft. Die Trigonidgrube ist weiter geöffnet als bei  $P_4$  mit steil abfallenden Wänden, die Talonidgrube breit mit einer kurzen Talonidrinne, die immer weit oberhalb der Schmelzbasis endet. Eine Entoconidrinne ist nie ausgebildet, jedoch eine kleine, aber deutliche Protoconidrinne, die wulstartig in die Trigonidgrube vorspringt. Die Horizontalstreifung um den ganzen Zahn ist sehr deutlich.



Variabilität morphologischer Merkmale der unteren Prämolaren ( $P_3$ ,  $P_4$ ) von *Prosantorhinus germanicus* (Tab. 39-41)

Merkmalsausprägung	Schema	$P_4$		$P_3$	
		K		K	
A		20	$p_o=81\%$ <b>64,5%</b> $p_u=44\%$	26	$p_o=100\%$ <b>100%</b> $p_u=86\%$
B		11	$p_o=53\%$ <b>35,5%</b> $p_u=17\%$	0	$p_o=14\%$ <b>0%</b> $p_u=0\%$
		n=31		n=26	

Tab. 39: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den unteren Prämolaren ( $P_3$ - $P_4$ ) von *Prosantorhinus germanicus*.

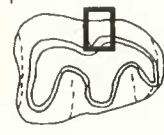
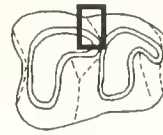
- A Das labiale Cingulum fehlt.  
B Das labiale Cingulum ist als zarter Saum an der Schmelzbasis ausgebildet.






Merkmalsausprägung	Schema	$P_4$		$P_3$	
		K		K	
A		15	$p_o=73\%$ <b>56%</b> $p_u=34\%$	11	$p_o=77\%$ <b>58%</b> $p_u=32\%$
B		12	$p_o=65\%$ <b>44%</b> $p_u=26\%$	8	$p_o=67\%$ <b>42%</b> $p_u=21\%$
		n=27		n=19	

Tab. 40: Merkmalskomplex: labiale Furche an den unteren Prämolaren ( $P_3$ - $P_4$ ) von *Prosantorhinus germanicus*.

- A Die labiale Furche zwischen Talonid und Trigonid ist U-förmig und flach ausgebildet.  
B Die labiale Furche zwischen Talonid und Trigonid ist V-förmig und tief ausgebildet.



Merkmalsausprägung	Schema	P <sub>4</sub>		P <sub>3</sub>	
		K		K	
A		28	p <sub>o</sub> =93% 85% p <sub>u</sub> =63%	24	p <sub>o</sub> =100% 100% p <sub>u</sub> =86%
B		3	p <sub>o</sub> =27% 9% p <sub>u</sub> =2%	0	p <sub>o</sub> =14% 0% p <sub>u</sub> =0%
C		2	p <sub>o</sub> =22% 6% p <sub>u</sub> =2%	0	p <sub>o</sub> =14% 0% p <sub>u</sub> =0%
		n=33		n=24	

Tab. 41: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den unteren Prämolaren (P<sub>3</sub>, P<sub>4</sub>) von *Prosantorhinus germanicus*.

- A Das linguale Cingulum fehlt.  
 B Das linguale Cingulum ist als zarter Saum an der Schmelzbasis ausgebildet.  
 C Das linguale Cingulum ist als starker Saum an der Schmelzbasis ausgebildet.



#### Morphologische Merkmale und Variabilität am P<sub>2</sub>

Der zweite untere Prämolare (Taf. 2, Fig. 8-14) zeigt vorn deutliche Reduktionserscheinungen: fast immer ist kein Paralophid mehr vorhanden, nur ganz selten ist es noch als kurzes Häkchen erkennbar. Bei völligem Fehlen des Paralophids ist das Paraconid zur Kante reduziert. Der Zahn hat den Umriß eines gleichschenkeligen Dreiecks und kann hinten stärker verbreitert sein.

Der Außenschenkel des Metalophids verläuft parallel zur Längserstreckung des Kiefers, der sehr kurze Metalophid-Innenschenkel ist stark schräg gestellt, d. h. er ist weit nach hinten gebogen, so daß ein stumpfer Winkel entsteht. Bei einigen Zähnen geht diese Biegung so weit, daß der Metalophid-Innenschenkel mit dem Entoconid verschmilzt und die Talonidgrube dadurch ganz geschlossen wird. Die Trigonidgrube ist als solche nicht mehr ausgebildet; es handelt sich eher um eine flache, kaum eingesenkte Rinne im vorderen Zahnteil. Hypolophid-Außen- und Innenschenkel sind etwa gleich lang und bilden einen rechten Winkel. Die Talonidgrube ist eng mit steil abfallenden Wänden; eine Talonidrinne fehlt eben-

so wie eine Entoconidrinne. Ein anteriores Cingulum ist in Form von zwei schwachen, sichelförmigen Säumen erkennbar, die schräg, etwas oberhalb der Basis des Paraconids und Paralophids, Richtung Kaufläche ziehen.

Das posteriore Cingulum ist immer ausgebildet und zieht als zarter, aber deutlicher Saum meist nur schräg von postero-labial, gelegentlich auch von postero-lingual bis zur Zahnmitte, wo beide Säume sichelartig zusammenlaufen. Durch Druck-usur kann das posteriore Cingulum völlig abgenutzt sein. Auf der Innen- und Außenseite ist nie ein Cingulum ausgebildet, ebenso fehlt eine Protoconidfalte. Bei frischen Zähnen bildet der Metalophid-Innenschenkel den höchsten Punkt der Krone und im Gegensatz zu den Molaren und hinteren Prämolaren steigt der Hypolophid-Außenschenkel bis zu seiner Anheftungsstelle am Metalophid-Innenschenkel bis zur Protoconid-Spitze an. Das Trigonid ist stets länger als das Talonid; die Außenfurche ist schräg nach vorn geneigt, basal als Furche nicht erkennbar, sondern nur okklusal V-förmig und tief. Wie bei den übrigen Zähnen ist rund um den P<sub>2</sub> eine deutliche Horizontalstreifung erkennbar.

Variabilität der unteren Prämolaren P<sub>3</sub>, P<sub>1</sub> und P<sub>2</sub> von *Prosantorhinus germanicus* (Tab. 42-43, Abb. 39-41)

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{v}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{v}}$ [mm]	$V_{\bar{v}}$ [%]
P <sub>2</sub>	27	13,0	20,0	7,0	18,5	1,8	9,7	0,35	1,9
P <sub>3</sub>	20	21,0	26,0	5,0	23,6	1,2	5,1	0,27	1,1
P <sub>4</sub>	24	24,0	34,0	10,0	29,1	1,7	5,9	0,35	1,2

Tab. 42: Statistische Kenngrößen zur Länge der unteren Prämolaren (P<sub>2</sub>-P<sub>4</sub>) von *Prosantorhinus germanicus*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
P <sub>2</sub>	28	12,0	16,0	4,0	14,0	0,9	6,2	0,16	1,2
P <sub>3</sub>	24	16,0	19,5	3,5	18,0	1,0	5,5	0,20	1,1
P <sub>4</sub>	30	20,0	29,0	9,0	22,3	1,8	8,2	0,33	1,5

Tab. 43: Statistische Kenngrößen zur Breite der unteren Prämolaren (P<sub>2</sub>-P<sub>4</sub>) von *Prosantorhinus germanicus*.

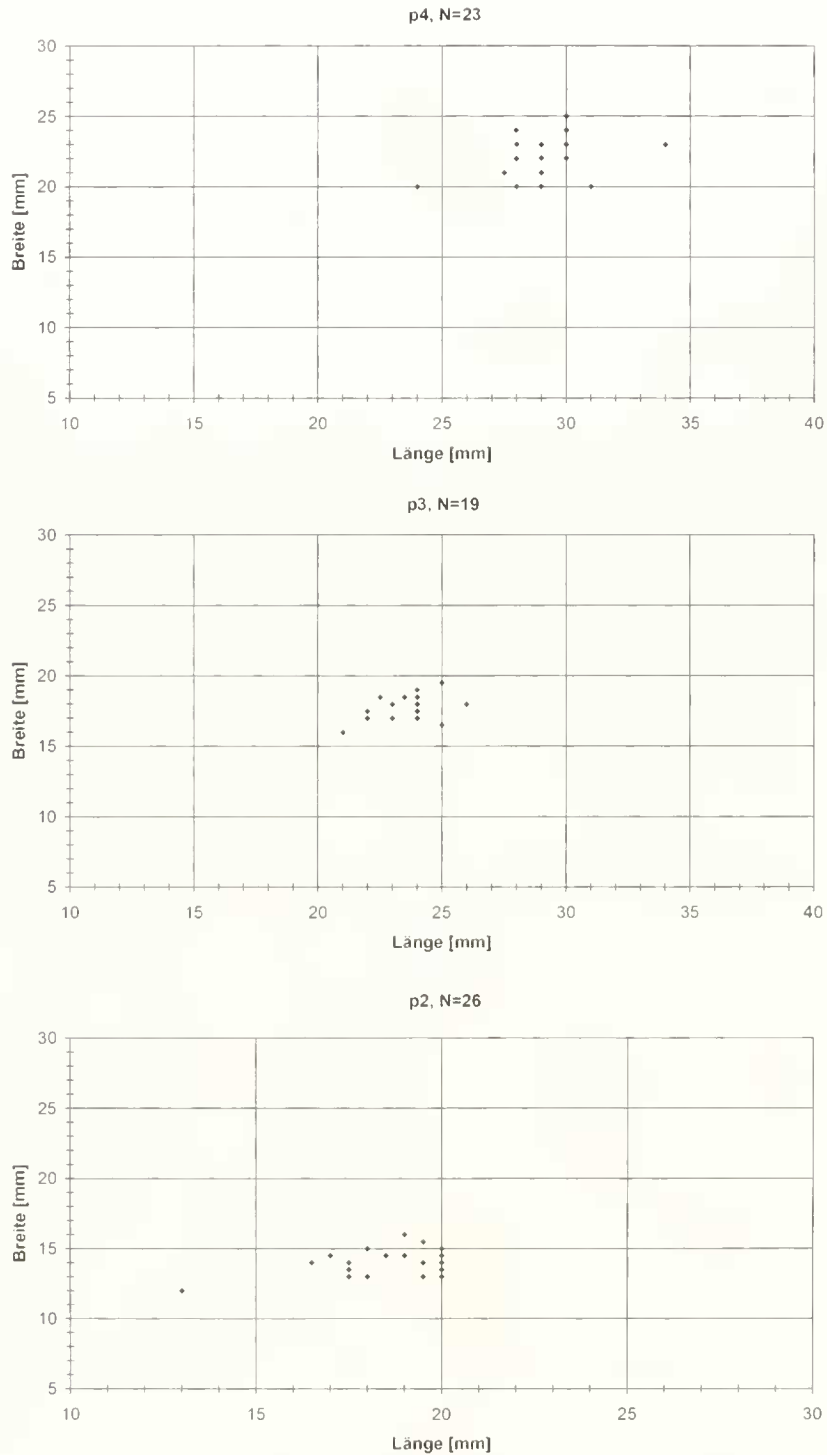


Abb. 39: Streudiagramme zur Breite und Länge der unteren Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus*: Die unteren Prämolaren lassen sich anhand ihrer Längen- und Breitenwerte eindeutig unterscheiden und zur jeweiligen Zahnposition zuordnen.

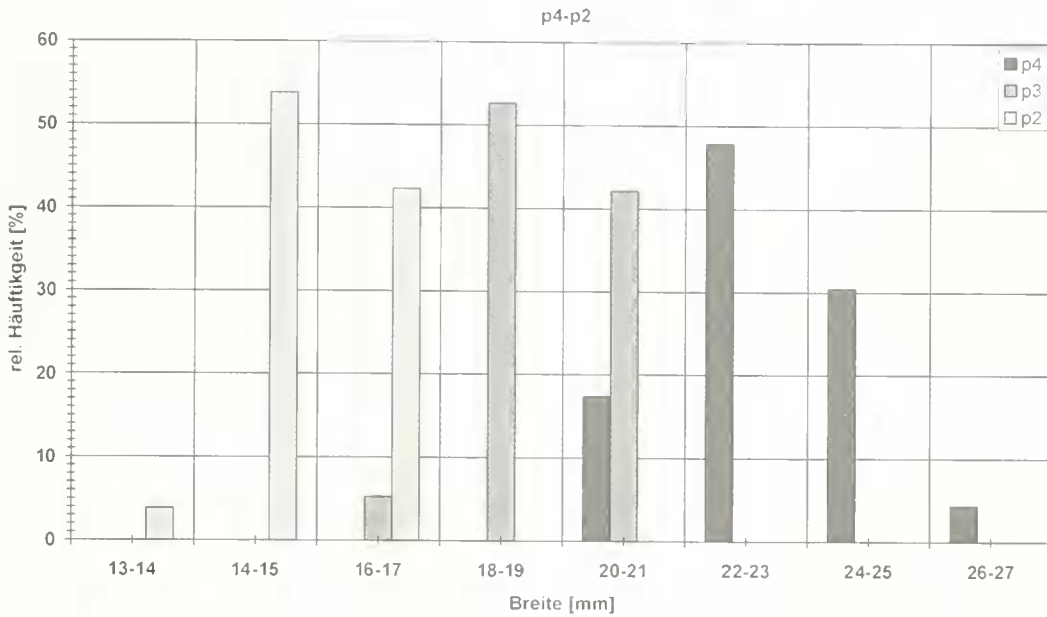


Abb. 40: Häufigkeitsverteilung zur Breite der unteren Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus*.

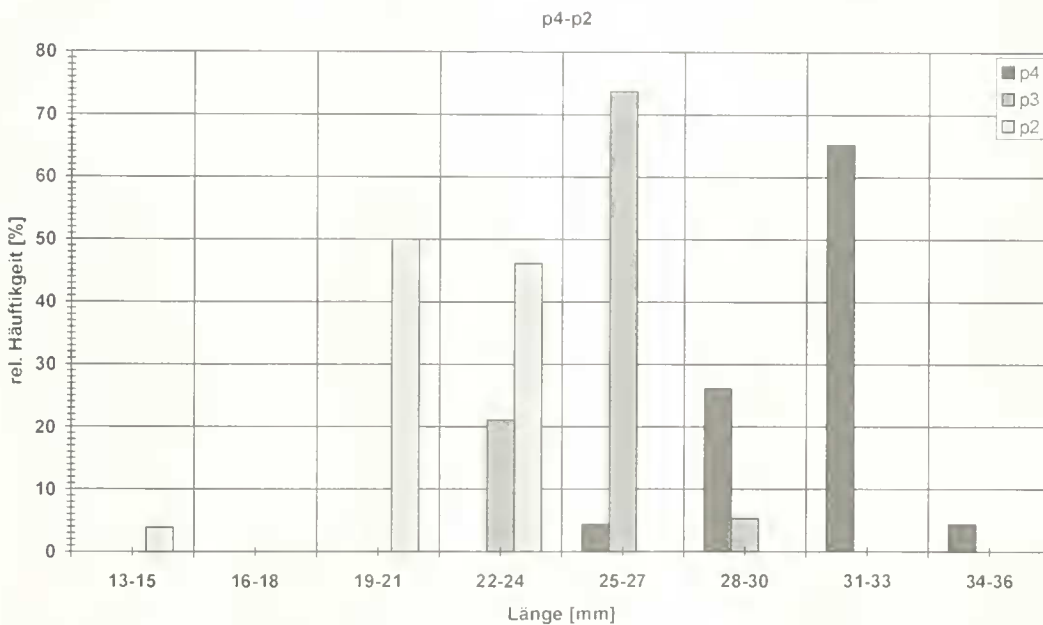


Abb. 41: Häufigkeitsverteilung zur Länge der unteren Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus*.

#### Morphologische Beschreibung des $P_1$ (Taf. 2, Fig. 15-17)

Der vorderste Prämolare (Taf. 2, Fig. 15-17) ist – wie im Oberkiefer – der kleinste Zahn, im Unterkiefer jedoch mit noch stärker reduziertem Kronenmuster und von sehr geringer Größe. Er erscheint ebenfalls kurz nach den Milchzähnen und fällt früh wieder aus, wonach die Alveole wieder zuwächst. Der Zahn sitzt immer unterhalb der Kaufläche der übrigen Zähne und ist somit nie abgekaut. Der  $P_1$  ist einspitzig und kappen- oder kegelförmig mit einer Längskante, die über den ganzen Zahn zieht und gelegentlich nach lingual verschoben sein kann. Im hinteren Zahnteil ist sie ganz schwach gespal-

ten, so daß eine winzige, flache und verkümmerte Talonidgrube zu erkennen ist.

An keiner Seite des Zahnes ist ein Cingulum ausgebildet, ebenso ist keine Horizontalstreifung erkennbar. Unterhalb der Schmelzbasis ist die Krone leicht abgeschnürt und geht dann in die schmalere, lange, labio-lingual leicht rundlich abgeplattete Wurzel über, die lingual nie gespalten ist. Auf dieser Zahnposition gibt es wie im Oberkiefer nur einen Zahn; der  $D_1$  wird nicht ausgebildet.

Meist liegt der  $P_1$  in Milchzahnreihen vor; nur zwei isolierte  $P_1$  von *Prosantorhinus germanicus* wurden bisher in Sandelhäusern gefunden.

## 3.1.10 Untere lakteale Prämolaren

Materialliste der 72 unteren laktealen Prämolaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

19	D <sub>4</sub>	BSP 1959 II 2474-2481, 2483, 2485, 2487-2490, 2492, 2493, 3166, 4488, 4529
6	D <sub>4</sub>	BSP 1959 II 2482, 2486, 2491, 3426, 3662, 4527 (fragm.)
7	D <sub>4</sub>	BSP 1959 II 2466, 2468-2470, 4493, 4537, 4539
27	D <sub>4</sub>	BSP 1959 II 2451-2454, 2456-2464, 2467, 2471-2473, 3136, 3137, 4487, 4507, 4518, 4519, 4521, 4523, 4525, 4526 (fragm.)
9	D <sub>4</sub>	BSP 1959 II 2497, 2755, 2757-2762, 2764
4	D <sub>4</sub>	BSP 1959 II 2494, 2495, 2756, 2763 (fragm.)

Morphologische Merkmale und Variabilität am D<sub>4</sub>

Der letzte und größte lakteale Prämolare (Taf. 2, Fig. 18-25) ist – vom morphologischen Aufbau her – als einziger Milchzahn den Molaren analog; er ist jedoch kürzer, schmaler und niedriger. Metallophid-Innen- und -Außenschenkel sind im stumpfen Winkel geknickt, das Paralo-phid nach lingual eingedreht; der kürzere Hypolophid-Außenschenkel und der längere, weit nach hinten gebogene Innenschenkel sind in einem noch größeren stumpfen Winkel geknickt. Eine deutliche Protoconidfalte ist immer ausgebildet und springt – okklusal breit gerundet, basal schmal – wulstartig in die Trigonidgrube vor. Eine Entoconidrinne ist meist nur als schwache Eindellung etwas oberhalb der Basis bis zur Zahnmitte erkennbar.

Das anteriore Cingulum ist immer als deutlicher Saum ausgebildet, der schräg, etwas oberhalb der Basis des Paraconids bis zur Zahnmitte zieht und dort sichelförmig ausläuft. Anterior sind Zahnschmelz und Cingulum nur schwach durch Druckusur des vorangehenden P<sub>1</sub> abgenutzt. Ein posteriores Cingulum ist auch stets als markante Leiste vorhanden und zieht schräg etwas oberhalb der Basis von postero-labial bis etwa auf halbe Höhe des Zahnes. Da der D<sub>4</sub> der letzte lakteale Prämolare im Unterkiefer ist und nur kurze Zeit mit dem nachfolgenden M<sub>1</sub> zusammen auftritt, ist das posteriore Cingulum meist nicht oder nur ganz schwach durch Druckusur abgenutzt. Ein linguales Cingulum ist nie, ein labiales gelegentlich als zarter Saum nahe der Schmelzbasis oder etwas oberhalb davon ausgebildet. Eine deutliche Wachstumsrinne wurde nur an einem D<sub>4</sub> etwas oberhalb der Basis auf der Externseite beobachtet.

Die für *Prosantorhinus germanicus* typische Horizontalstreifung ist nur schwach auf der Internseite erkennbar; die Außenwand ist mit leichten senkrechten Riefen oder Runzeln versehen. Die Außenfurche ist schräg nach vorn geneigt, basal weit und U-förmig, okklusal tief und V-förmig. Die Rinne an der Basis der weiten Talonidgrube ist sehr kurz und endet immer weit oberhalb der Schmelzbasis. Das Talonid ist immer länger als das Trigonid; bei frischen Zähnen fällt der Außenschenkel des Hypolophids leicht gerundet, aber steil nach vorn ab. Bei einem Zahn ist in Verlängerung der Protoconidfalte an der Basis der Trigonidgrube ein deutlicher Knoten ausgebildet.

Morphologische Merkmale und Variabilität am D<sub>3</sub>

Der D<sub>3</sub> (Taf. 2, Fig. 26-34) ist etwas kürzer und deutlich schmaler als der letzte Milchzahn. Die labio-linguale Breite des Trigonids ist nur etwas geringer als die des Talonids, der Umriß ist rechteckig. Die Außenschenkel von Metallophid und Hypolophid liegen parallel zur Längserstreckung des Kiefers, die Innenschenkel – besonders der des Metaconids – sind schräg nach rückwärts gestellt, so daß zwei stumpfe Winkel entstehen.

Die vordere Zahnseite zeigt eine, nur auf dieser Zahnposition auftretende Besonderheit: Das Paralo-phid ist immer gespalten, wobei ein innerer, etwas längerer Paralo-phidschenkel entsteht, der bis zur Lingualseite zieht und ein kürzerer, äußerer Paralo-phidschenkel, der ein Stück zur Vorderseite zieht; dazwischen bildet sich eine kleine, flache Paralo-phidgrube. Eine Protoconidfalte ist immer deutlich erkennbar, okklusal breit gerundet, basal schmal. Bei einigen Zähnen ist eine flach eingedellte Entoconidrinne erkennbar, manchmal fehlt sie ganz.

Ein anteriores Cingulum ist immer als deutliche Leiste ausgebildet und zieht etwas oberhalb der Basis von antero-labial bis etwa zur Mitte der anterioren Seite, wo sie sichelförmig ausläuft. Die Vorderseite des D<sub>3</sub> ist – besonders nach okklusal hin, d. h. am äußeren Paralo-phidschenkel – etwas durch Druckusur abgenutzt. Das posteriore Cingulum ist auch immer als markanter Saum vorhanden, der etwas oberhalb der Basis von postero-labial bis zur Zahnmitte zieht; meist ist das posteriore Cingulum etwas durch Druckusur des nachfolgenden

## Tafel 3

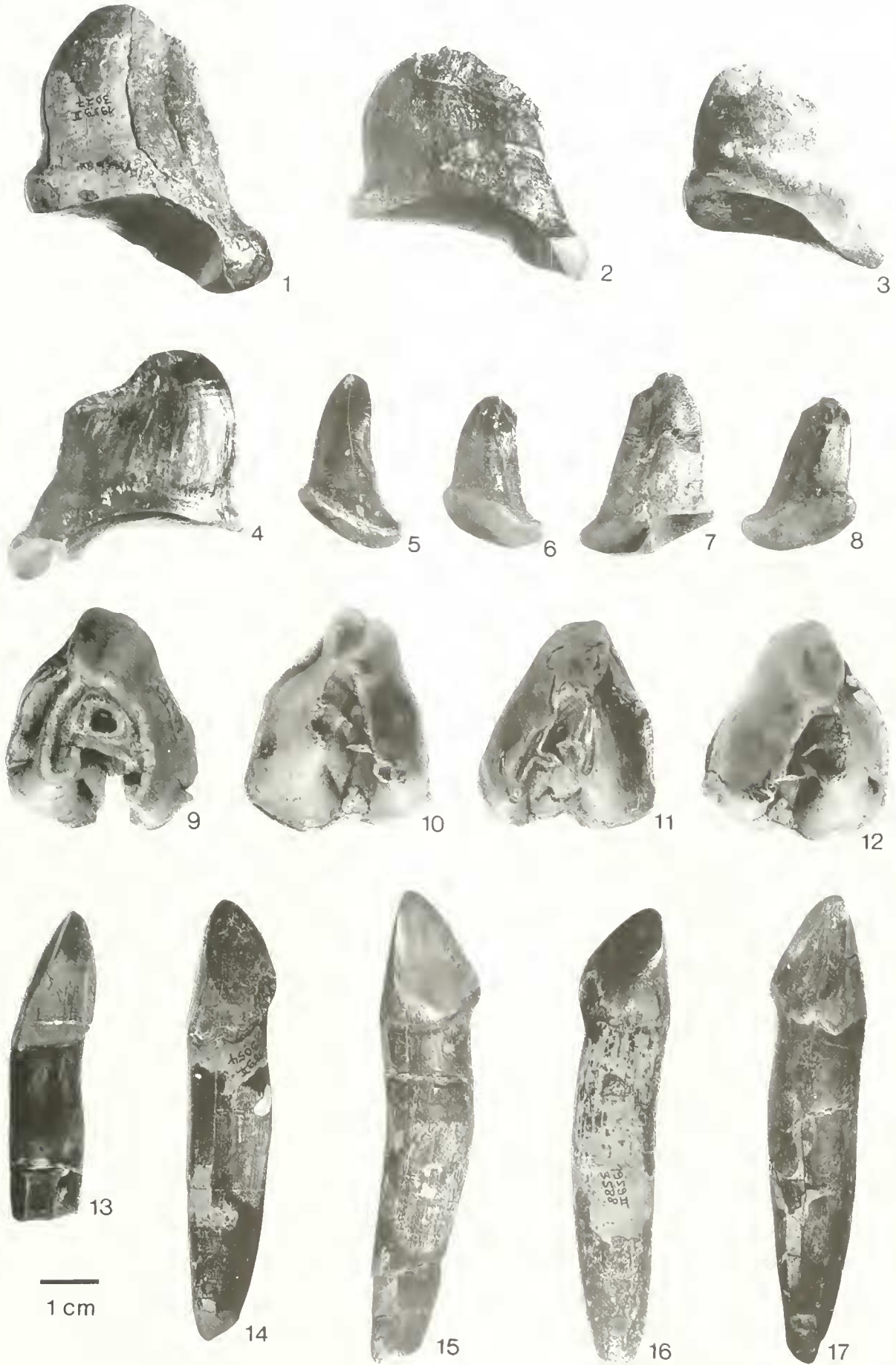
*Prosantorhinus germanicus* (WANG, 1928)

Darstellung 1:1

- Fig. 1: P<sub>1</sub> dex (Männchen), BSP 1959 II 3027, labiale Ansicht.  
 Fig. 2: I<sub>1</sub> dex (Männchen), BSP 1959 II 3028, labiale Ansicht.  
 Fig. 3: I<sub>1</sub> dex (Männchen), BSP 1959 II 4559, labiale Ansicht.  
 Fig. 4: I<sub>1</sub> sin (Männchen), BSP 1959 II 3033, labiale Ansicht.  
 Fig. 5: I<sub>1</sub> sin (Weibchen), BSP 1959 II 3045, linguale Ansicht.  
 Fig. 6: P<sub>1</sub> dex (Weibchen), BSP 1959 II 3039, labiale Ansicht.  
 Fig. 7: P<sub>1</sub> sin (Weibchen), BSP 1959 II 3048, labiale Ansicht.  
 Fig. 8: P<sub>1</sub> sin (Weibchen), BSP 1959 II 3047, labiale Ansicht.  
 Fig. 9: M<sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 3100, okklusale Ansicht.

- Fig. 10: M<sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 2976, okklusale Ansicht.  
 Fig. 11: M<sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 2997, okklusale Ansicht.  
 Fig. 12: M<sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 3099, okklusale Ansicht.  
 Fig. 13: I<sub>1</sub> sin (Weibchen), BSP 1959 II 3582, linguale Ansicht.  
 Fig. 14: I<sub>1</sub> sin (Weibchen), BSP 1959 II 3054, linguale Ansicht.  
 Fig. 15: I<sub>1</sub> sin (Weibchen), BSP 1959 II 410, linguale Ansicht.  
 Fig. 16: I<sub>1</sub> dex (Weibchen), BSP 1959 II 3588, linguale Ansicht.  
 Fig. 17: I<sub>1</sub> dex (Weibchen), BSP 1959 II 3065, linguale Ansicht.







den  $D_4$  abgenutzt. Lingual ist nie ein Cingulum ausgebildet, labial fehlt es auch meistens, kann aber gelegentlich als zarter Saum nahe der Schmelzbasis erkennbar sein.

Die Trigonidgrube ist eng mit steil abfallenden Wänden, die Talonidgrube etwas weiter mit einer sehr kurzen, weit oberhalb der Basis endenden Talonidrinne. Die Außenfurchung ist

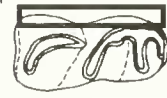
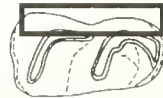
schrag nach vorn gekippt, basal weit und U-förmig, okklusal tief und V-förmig; bei einigen Zähnen kommt es im Bereich des Parolophid-Außenschenkels zur Bildung einer flachen, schwach eingedellten vorderen Außenfurchung. Eine Horizontalstreifung um den ganzen Zahn ist selten erkennbar, jedoch leichte senkrechte Riefen – besonders auf der Außenseite – deutlich ausgebildet.

Variabilität morphologischer Merkmale der unteren laktealen Prämolaren ( $D_4$ ,  $D_3$ ) von *Prosantorhinus germanicus* (Tab. 44)

Merkmalsausprägung	Schema	K	$D_4$	K	$D_3$
A		18	$p_o=91\%$ 78% $p_i=56\%$	17	$p_o=85\%$ 68% $p_i=46\%$
B		5	$p_o=42\%$ 22% $p_i=8\%$	8	$p_o=53\%$ 32% $p_i=15\%$
		n=23		n=25	

Tab. 44: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den unteren laktealen Prämolaren ( $D_3$ ,  $D_4$ ) von *Prosantorhinus germanicus*.

- A Ein labiales Cingulum fehlt.  
B Ein labiales Cingulum ist als zarter Saum nahe der Schmelzbasis ausgebildet.



#### Morphologische Merkmale und Variabilität am $D_2$

Der vorderste untere Milchzahn (Taf. 2, Fig. 35-39) ähnelt in Größe und morphologischem Aufbau sehr dem  $P_2$ , ist aber schmaler und niedriger als dieser. Die anteriore Zahnseite zeigt ebenfalls deutliche Reduktionserscheinungen, d. h. das Parolophid fehlt fast immer oder ist nur noch als kurzes Häkchen ausgebildet. Meist ist das Paraconid zur Kante reduziert und etwas nach antero-lingual gebogen. Der Umriss des Zahnes ist rechteckig bis leicht trapezförmig, da der  $D_2$  posterior verbreitert ist.

Der Außenschenkel des Metalophids verläuft nicht ganz parallel zur Längserstreckung des Kiefers, sondern ist leicht nach antero-lingual umgebogen. Der kürzere Metalophid-Innenschenkel ist immer weit nach hinten gebogen und verschmilzt mit dem Entoconid, so daß die Talonidgrube stets ganz geschlossen ist. Die Trigonidgrube ist als solche nicht mehr ausgebildet; es handelt sich eher um eine flache, aber deutlich und tief eingesenkte Rinne im vorderen Zahnteil. Hypolophid-Innen- und -Außenschenkel sind etwa gleich lang und bilden einen spitzen Winkel. Die Talonidgrube ist immer geschlossen, rundlich und flach, eine Talonidrinne des-

halb nie vorhanden; eine Entoconidrinne ist ebenfalls nie ausgebildet.

Ein anteriores Cingulum ist immer als schwacher sichelförmiger Saum etwas oberhalb der Basis erkennbar, aber nie durch Druckusur abgenutzt, da der vorangehende  $P_1$  viel tiefer sitzt. Auch das posteriore Cingulum ist immer als zarter Saum ausgebildet, der meist nur von postero-labial schräg zur Zahnmitte zieht; das Cingulum und der Zahnschmelz sind posterior meist stark durch Druckusur des nachfolgenden  $D_3$  abgenutzt. Das labiale Cingulum fehlt immer, das linguale ist gelegentlich in der Zahnmitte etwas oberhalb der Basis in Form eines kleinen Zapfens ausgebildet. Das Trigonid ist stets länger als das Talonid; die deutliche Horizontalstreifung wie bei den adulten Zähnen fehlt am  $D_2$ , rund um den Zahn ist nur eine schwache senkrechte Riefung erkennbar.

Am  $D_2$  kommt es zur Bildung von zwei Außenfurchen: beide sind sehr variabel ausgebildet, mal stärker und mal schwächer eingedellt, aber immer flach und U-förmig und stehen meist senkrecht; sie können über die ganze Außenseite von basal bis okklusal verlaufen oder auch unterbrochen sein. Im Bereich der Außenfurchen kommt es gelegentlich zur Bildung einer dünnen Zementschicht.

Variabilität der unteren laktealen Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus*  
(Tab. 45-46, Abb. 42-44)

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
D <sub>2</sub>	9	17,0	21,0	4,0	18,8	1,1	5,6	0,35	1,9
D <sub>3</sub>	9	30,0	33,0	3,0	31,0	1,0	3,1	0,32	1,0
D <sub>4</sub>	20	28,0	32,0	4,0	30,7	1,0	3,3	0,22	0,7

Tab. 45: Statistische Kenngrößen zur Länge der unteren laktealen Prämolaren (D<sub>2</sub>-D<sub>4</sub>) von *Prosantorhinus germanicus*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
D <sub>2</sub>	10	10,0	11,5	1,5	11,1	0,5	4,1	0,15	1,3
D <sub>3</sub>	8	15,0	16,0	1,0	15,4	0,5	3,4	0,18	1,2
D <sub>4</sub>	21	16,0	19,0	3,0	17,6	0,7	4,1	0,16	0,9

Tab. 46: Statistische Kenngrößen zur Breite der unteren laktealen Prämolaren (D<sub>2</sub>-D<sub>4</sub>) von *Prosantorhinus germanicus*.

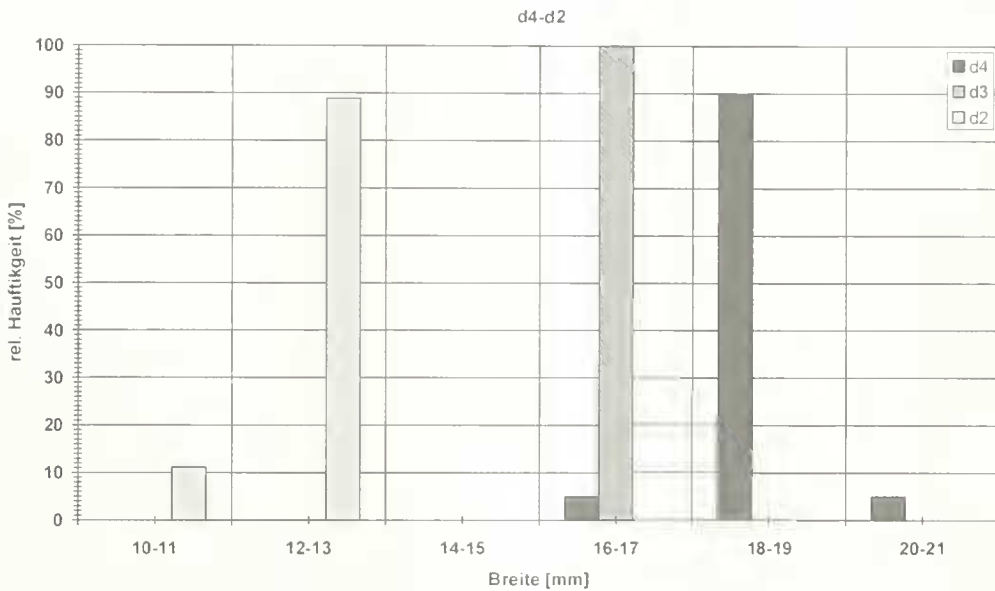


Abb. 42: Häufigkeitsverteilung zur Breite der unteren laktealen Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus*.

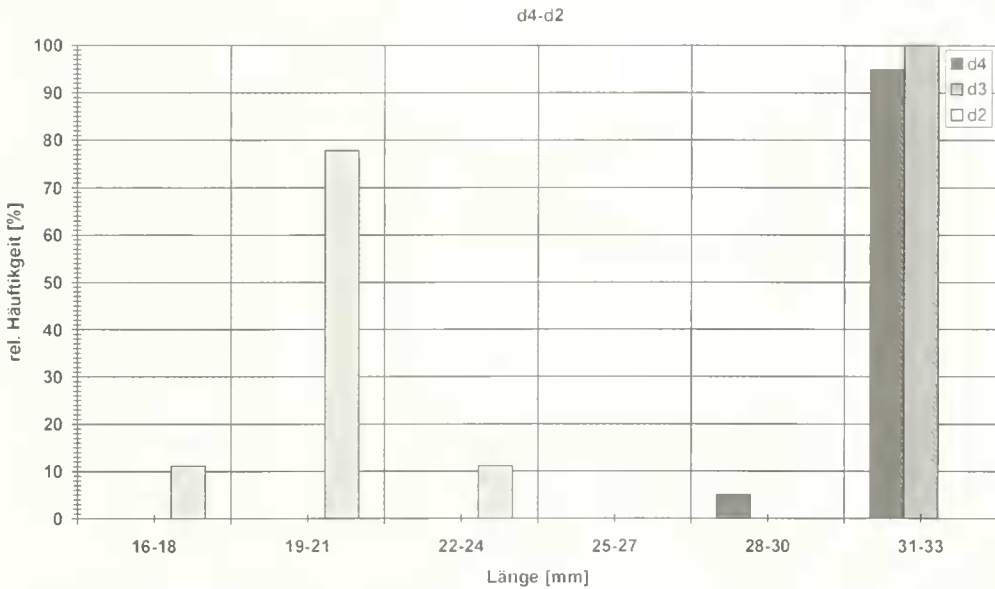


Abb. 43: Häufigkeitsverteilung zur Länge der unteren laktealen Prämolaren von *Prosantorhinus germanicus*.

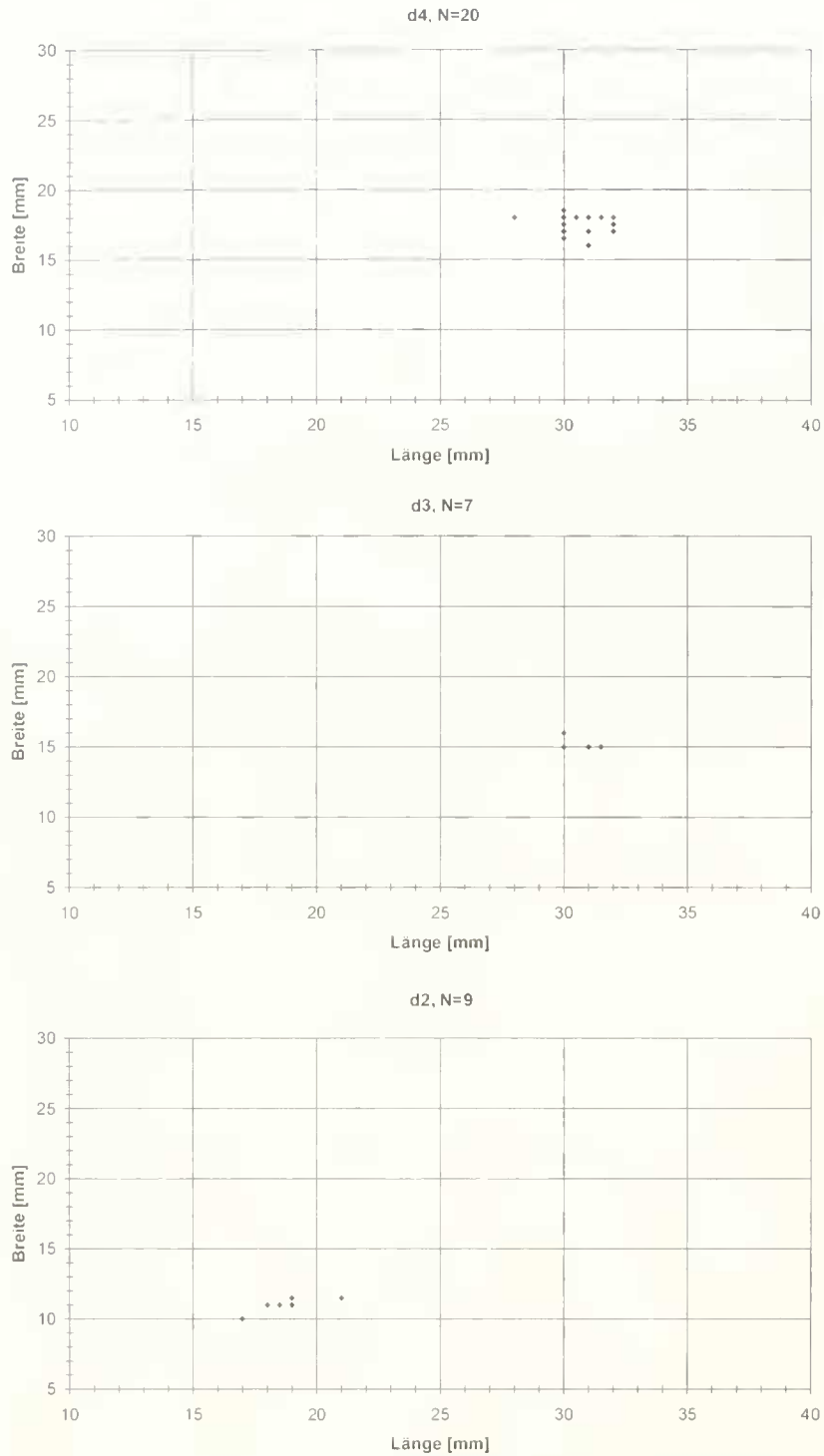


Abb. 44: Streudiagramme zur Breite und Länge der unteren laktealen Prämolaren von *Prosantorhynchus germanicus*. Die unteren laktealen Prämolaren lassen sich in ihren Längen- und Breitenmaßen gut unterscheiden.

#### Tafel 4

*Prosantorhynchus germanicus* (WANG, 1928)

Darstellung 1.1

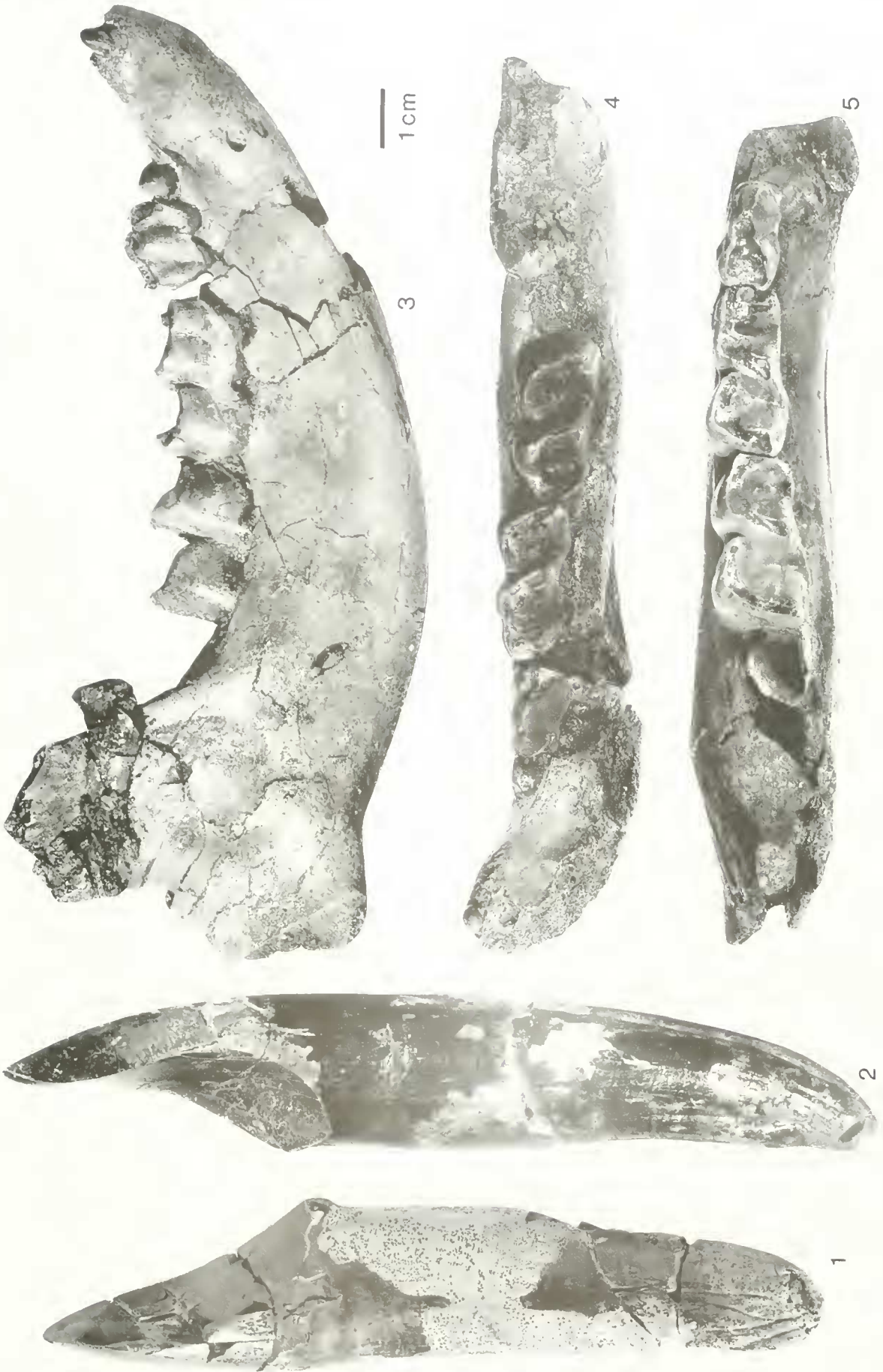
Fig. 1: I, sin (Männchen), BSP 1959 II 2516, linguale Ansicht.

Fig. 2: I, dex (Männchen), BSP 1959 II 2542, linguale Ansicht.

Fig. 3: laktealer Unterkiefer dex mit  $dI$ , ( $l$ ),  $P_3$ ,  $D_2$ - $D_3$ , BSP 1959 II 4547, labiale Ansicht.

Fig. 4: dasselbe Stück wie Fig. 3, okklusale Ansicht.

Fig. 5: laktealer Unterkiefer sin mit  $D_2$ - $D_3$ ,  $M_1$  im Durchbruch, BSP 1959 II 2281, okklusale Ansicht.



## 3.1.11 Untere Incisiven

Morphologische Beschreibung der männlichen  $I_1$ 

Die unteren männlichen Hauer  $I_1$  von *Prosantorhinus germanicus* (Taf. 4, Fig. 1, 2) sind immer lang und lanzettförmig; die breiteste Stelle befindet sich direkt an der in mesial-distaler Erstreckung flügelartig ausgezogenen Schmelzbasis, apikal und terminal sind Krone und Wurzel zugespitzt. Nur bei dieser Gattung verläuft die Krümmung der männlichen  $I_2$  in zwei Ebenen; der Zahn ist fast waagrecht im Unterkiefer eingepflanzt, krümmt sich aber stark nach oben.

Der Querschnitt durch die Kronenspitze ist dreieckig, durch die Kronenbasis tropfenförmig und im Wurzelbereich rundlich (Abb. 45). Die labiale Kronenunterseite ist konvex, die linguale Oberseite abgeplattet und konkav; durch die starke Abkautung an allen Zähnen fällt die Abkautungsfläche stark nach mesial ab und bildet eine scharfe Schneide; frische  $I_1$  sind nicht bekannt. Auf der labialen Unterseite sowie der distalen Außenseite ist eine deutliche Schmelzschicht erkennbar, die lingual fehlt. Die labial-distale Kante ist stark abgerundet und bildet keine weitere Schneide.

Bei mäßig stark abgekauten Zähnen sind meist zwei Abkautungsflächen erkennbar: eine glatt polierte im apikalen Bereich, hervorgerufen durch die Lippen des Tieres bei der Nahrungsaufnahme, und eine weitere im mittleren bis basalen Kronenbereich, die immer eine kräftige Striation erkennen läßt, die

durch die Nahrungsaufnahme und den oberen  $I^1$  entsteht. Bei stark abgekauten Zähnen sind auch die Abkautungsstriemen besonders im basalen Bereich sehr deutlich und rillenförmig. An der Stelle, wo die mesiale Schneide an der Basis ausläuft, ist der Zahnhals etwas abgeschnürt; diese Abschnürung ist jedoch nur bei mäßig stark abgekauten Zähnen erkennbar. Ein Cingulum ist nirgendwo ausgebildet.

Morphologische Beschreibung der weiblichen  $I_2$ 

Die unteren  $I_2$  der Weibchen (Taf. 3, Fig. 13-17) sind zwar ebenfalls länglich geformt, aber deutlich schmaler und kürzer. Sie sind nur mäßig bis schwach nach oben gekrümmt und haben eine kurze Krone. Der Querschnitt durch die Kronenspitze ist dreieckig, durch die Kronenbasis tropfenförmig und im Wurzelbereich rundlich (Abb. 46). Die labiale Zahnunterseite ist wie die linguale Zahnoberseite leicht konvex geformt. Auf der labialen Unter- sowie der distalen Außenseite ist eine deutliche Schmelzschicht ausgebildet, die auch auf der lingualen Oberseite erkennbar, jedoch dünner ausgeprägt ist.

Die labio-distale Kante ist stark abgerundet, an der lingual-distalen Seite bildet sich ein kleiner Längsgrat entlang der Krone bis zur Schmelzbasis. Die Abkautung beginnt im apikalen Bereich und setzt sich über die ganze linguale Zahnseite fort, so daß mesial eine scharfe Schneide entsteht. Die mesiale Schneide ist an der Schmelzbasis leicht flügelartig ausgezogen und unterhalb davon ist der Zahnhals etwas abgeschnürt.

Die  $I_1$  der Weibchen sind schwächer abgekaut als die der Männchen, da auch der Antagonist im Oberkiefer sehr klein ist. Oft ist nur die Spitze der Krone als glatt polierte Fläche ohne Striation vorhanden. Bei stärkerer Abkautung können sich zwei kleine Abkautungsflächen bilden: eine apikal sowie an der distalen Seite des lingualen Zahnteils durch die Lippen des Tieres glatt polierte und eine weitere im mesialen und mittleren Zahnbereich mit deutlichen, aber zarten Abkautungsstriemen. Ein Cingulum fehlt auch an den weiblichen  $I_2$ .

Beschreibung und Diskussion der isolierten  $I_1$ ,  $dI_1$ ,  $dI_2$ 

Aus Sandelzhausen liegen mehrere isolierte, in Form und Größe unterschiedliche Zähne – vermutlich untere  $I_1$  oder auch  $dI_2$  – vor, die alle einspitzig mit kurzer Krone und einer langen Wurzel versehen sind. Durch den Fund eines juvenilen Unterkiefers von *Prosantorhinus germanicus* mit einem  $dI_2$  in situ bei der Grabung 1996 konnte einer dieser isolierten Zähne als linker  $dI_2$  von *Prosantorhinus germanicus* identifiziert werden:

BSP 1959 II	größter Durchmesser [mm]	kleinster Durchmesser [mm]	Umfang [mm]
2516	30	20	85
2518	27	23	82
2521	28	22	83
2523	26	23	83
2528	29	22	84
2520	27	22	80
2524	27,5	22	82
2527	28	24	85
2529	26,5	22	79
2532	28	18	72
2538	28	19,5	75
2542	28,5	22	82
3578	27,5	23,5	82
2544	27,5	23	80
2543	26	21	81
2540	25,5	22	77
2537	27	24	84
2535	27,5	21	78
2530	28	24	85
2531	28	23	81
2534	27	23	81
2533	31	21	84
2541	26	22	78
2536	29	24	84
2546	29	21	81

Tab. 47: Maßangaben zu den unteren männlichen  $I_1$  von *Prosantorhinus germanicus*.

BSP 1959 II	größter Durchmesser [mm]	kleinster Durchmesser [mm]	Umfang [mm]
3056	15	12	45
3054	16	13	47
410	17	13	49
3053	16,5	12	46
3061	18	13	48
3065	17	13	48

Tab. 48: Maßangaben zu den unteren weiblichen  $I_2$  von *Prosantorhinus germanicus*.

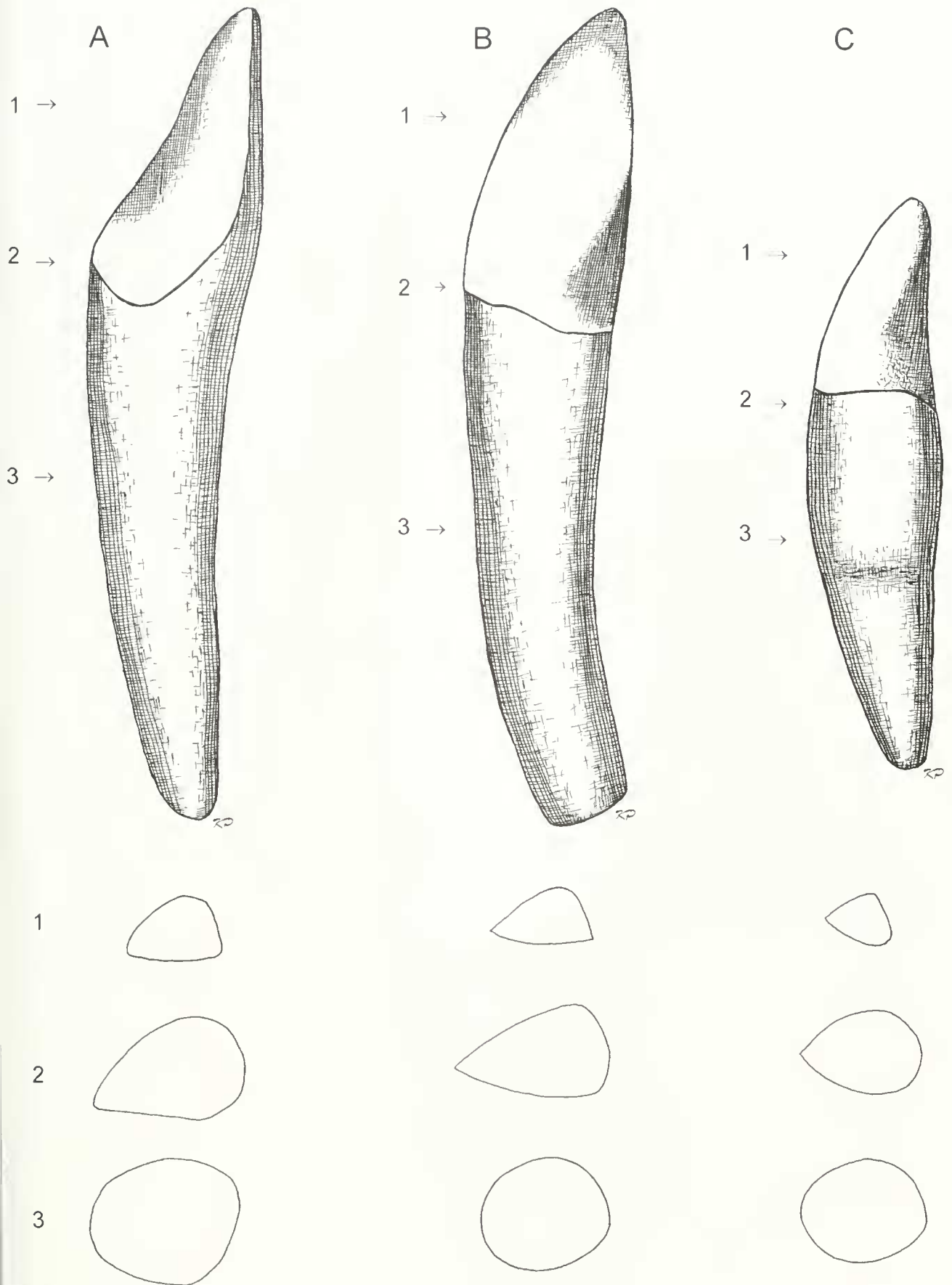


Abb. 45: Querschnitte durch die Kronenspitze (1), Kronenbasis (2) und Wurzel (3) der unteren männlichen Incisiven ( $I_1$ , dex) der Gattungen: A *Prosantorhinus germanicus*, B *Pleistaceraetherium fablbuschi*, C *Lartetotherium sansanense*, Darstellung 1:1, linguale Ansicht.

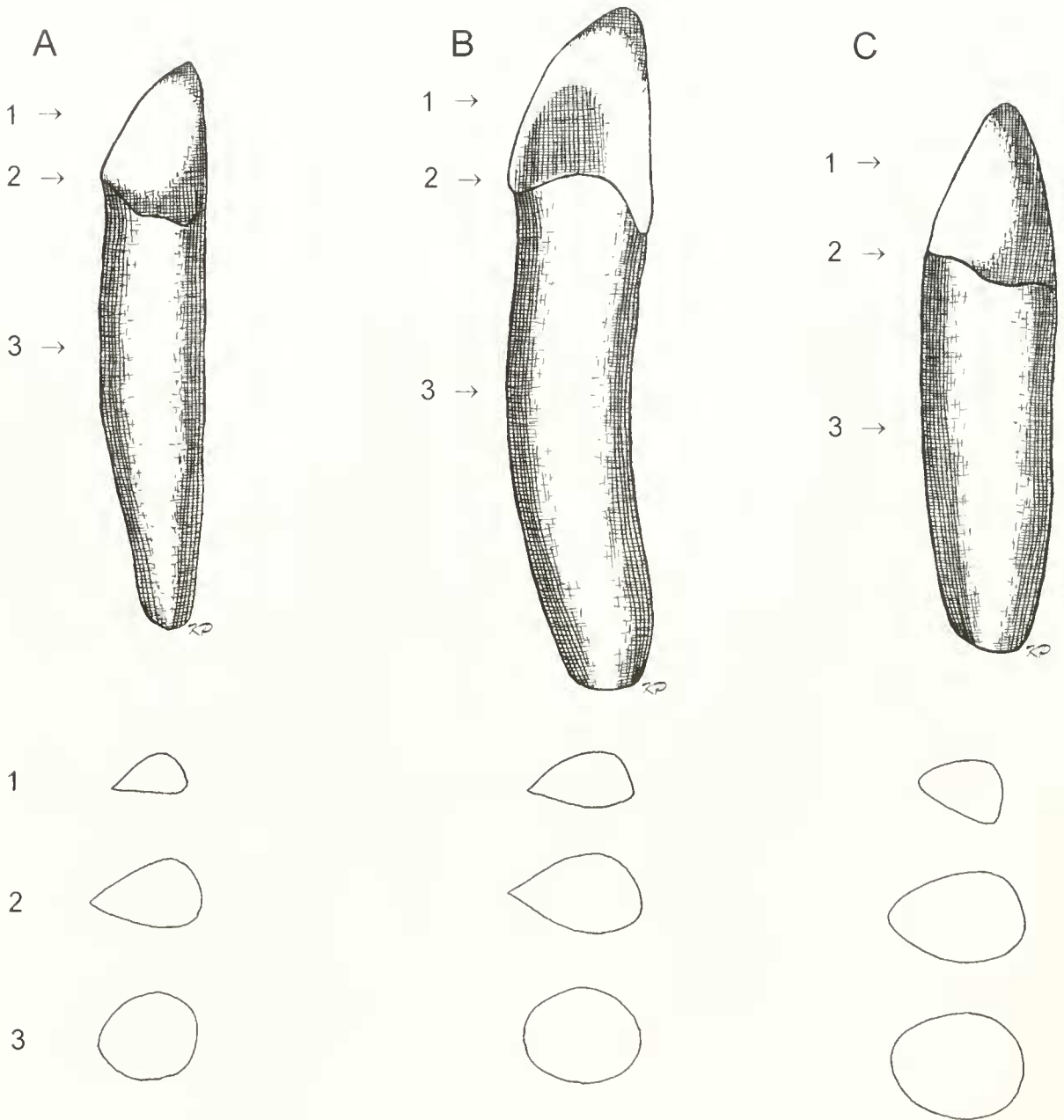


Abb. 46: Querschnitte durch die Kronenspitze (1), Kronenbasis (2) und Wurzel (3) der unteren weiblichen Incisiven ( $I_2$ , dext.) der Gattungen: A *Prosantorbinus germanicus*, B *Plesiaccratherium fablbuschi*, C *Lartetotherium sansaniense*. Darstellung 1:1, linguale Ansicht.

BSP 1959 II 5373 (Taf. 7, Fig. 5): Die Wurzel ist sehr lang und schmal sowie labio-lingual etwas abgeplattet; das terminale Ende ist abgebrochen, so daß offen bleibt, ob die Wurzel zugespitzt ausläuft. Die Krone ist sehr kurz, labio-lingual abgeflacht und in distal-mesialer Richtung etwas länglicher ausgezogen, so daß der Zahnhals unter der Schmelzbasis leicht abgeschnürt wird. In distal-mesialer Richtung zieht sich eine Längskante über die gesamte Krone. Der Zahn ist nicht abgekaut, eine Schmelzschicht labial und lingual zu erkennen.

Unter den übrigen isolierten Zähnen ist wegen der unterschiedlichen Morphologie und Größe kein weiterer Zahn als  $dI_2$  von *Prosantorbinus germanicus* bestimmbar.

Die zwei nun zu beschreibenden Zähne sind die kleinsten und schmalsten vorliegenden odontologischen Reste von Nashörnern aus Sandelzhausen:

BSP 1959 II 5377 (Taf. 7, Fig. 10): Die Wurzel ist sehr lang und schmal, drehrund und nur ganz schwach gebogen; terminal läuft sie spitz zu, die Krone ist abgebrochen. Da der Zahn zu klein für einen  $dI_2$  von *Prosantorbinus germanicus* und ebenfalls zu klein für einen  $I_1$  von *Lartetotherium sansaniense* ist, könnte es sich um einen  $I_1$  von *Prosantorbinus germanicus* handeln. Bei dem einzigen zur Verfügung stehenden Vergleichsstück (Symphysenbruchstück Nr. BSP 1959 II 3362, Abb. 47) ist der  $I_1$  abgebrochen und nur der runde Querschnitt zu sehen, der etwas kleiner ist als bei dem vorliegenden Zahn.

BSP 1959 II 5378 (Taf. 7, Fig. 9): Der Zahn hat eine lange, runde Wurzel, die terminal zwar abgebrochen, aber vermutlich spitz zuläuft; sie ist deutlich stärker gebogen als bei dem vorher beschriebenen Zahn. Die Krone ist ganz kurz, kugelig mit einer kleinen Spitze, glatt poliert, unabgekaut und hat den-



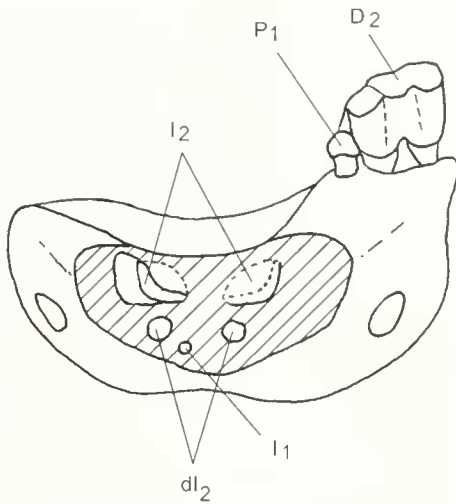


Abb. 47: Juveniles Symphysebruchstück von *Prosantorhinus germanicus* (BSP 1959 II 3362) mit P<sub>1</sub>, D<sub>2</sub>, I<sub>2</sub>, dl<sub>2</sub> und I<sub>1</sub>; alle Incisiven sind abgebrochen (Abbildung 1:1, anteriore bzw. frontale Ansicht).

selben Durchmesser wie die Wurzel; der Zahnhals ist nicht eingeschnürt. Bei diesen beiden Zähnen könnte es sich um I<sub>1</sub> von *Prosantorhinus germanicus* handeln. Vergleichsmaterial liegt im Stuttgarter Naturkundemuseum (SMNS) vor: hierbei handelt es sich um mehrere Symphysebruchstücke von *Prosantorhinus germanicus* der Fundstelle Langenau 1 bei Ulm (MN 4b, schwarze und gelbe Schicht = Stillwasserablagerung). Zwischen den beiden I<sub>2</sub> ist genügend Platz für die kleinen I<sub>1</sub> vorhanden, deren Krone jedoch meist abgebrochen ist. Der Wurzelquerschnitt der I<sub>1</sub> ist ebenfalls rund und ähnelt vom Durchmesser dem der Sandelzhausener Zähne. Ein weiteres Symphysebruchstück von *Prosantorhinus germanicus* in Stuttgart aus Langenau zeigt dl<sub>2</sub> und I<sub>2</sub> in situ, dazwischen liegt ein kleiner I<sub>1</sub>, der den I<sub>1</sub> aus Sandelzhausen sehr ähnelt. Bei diesen beiden Sandelzhausener Zähnen (BSP 1959 II 5377 und 5378) wird es sich – aufgrund des Vergleichs mit dem Material aus Langenau – um I<sub>1</sub> von *Prosantorhinus germanicus* handeln.

Alle isoliert vorliegenden dl<sub>2</sub> oder I<sub>1</sub> sind im Wurzelbereich abgebrochen, d. h. es ist unbekannt, in welcher Form die Wurzel dieser kleinen Zähne terminal endet und wie lang sie ist. Da ein juveniler Unterkiefer von *Prosantorhinus germanicus* mit einem dl<sub>2</sub> in situ vorliegt, wurden am Wehrwissenschaftlichen Institut für Werk-, Explosiv- und Betriebsstoffe in Erding Röntgenuntersuchungen von diesem Stück durchgeführt. Leider konnte die Frage anhand der Röntgenfotos nicht geklärt werden, da der dl<sub>2</sub> in sich gebrochen ist und nur die Sprünge auf den Fotos zu sehen sind.

### 3.1.12 *Prosantorhinus germanicus* an weiteren Fundstellen

Georgensgmünd bei Nürnberg in Mittelfranken  
(Bayern, Typ-Lokalität von *Prosantorhinus germanicus*)

H. v. MEYER (1834) beschreibt fossile Knochen und Zähne aus den mittelmiozänen Süßwasserkalken (MN 5-6) dieser Fundstelle. Der Autor nennt zwar keine Gattung, die ein Synonym zu *Prosantorhinus germanicus* darstellt, er bildet jedoch

zwei Zähne ab, bei denen es sich nach Meinung der Autorin um *Prosantorhinus germanicus* handeln könnte: Taf. 2, Fig. 19a, b: Vermutlich ein linker M<sup>1</sup> oder M<sup>2</sup>, der Ectoloph ist völlig, der Metaloph teilweise abgebrochen; hintere und vordere Protoconusfurchen sind tief und stark ausgebildet, so daß der Protoconus deutlich abgeschnürt wird und okklusal rundlich hervortritt. Auf Grund der mit den Sandelzhausener M<sup>1</sup> und M<sup>2</sup> von *Prosantorhinus germanicus* vergleichbaren Größe und ebenso der starken Furchenbildung handelt es sich nach Meinung der Autorin bei dem von H. v. MEYER unbestimmt abgebildeten und oben beschriebenen Zahn um einen oberen linken Molaren von *Prosantorhinus germanicus*. Das Originalstück mit der Nummer M 4185 befindet sich heute in Frankfurt (SMF).

Auch der zweite von H. v. MEYER (1834: Taf. 6, Fig. 50 a, b) unbestimmt abgebildete Zahn kann – auf Grund der sehr ähnlichen morphologischen und metrischen Merkmale – mit *P. germanicus* aus Sandelzhausen verglichen und als linker M<sup>1</sup> dieser Art bestimmt werden. Das Originalstück befindet sich in München (BSP AS 145); Das posteriore Cingulum ist reduziert und nur postero-lingual als kleiner Saum ausgebildet. Das linguale Cingulum besteht aus ein paar höckerartigen kleinen Unebenheiten am Ausgang des Medisinus; die meisten M<sup>1</sup> von *germanicus* aus Sandelzhausen zeigen einen linguale Cingulumzapfen – dieses Merkmal ist jedoch innerhalb der Art recht variabel. Die hintere Protoconusfurchen ist tief, die vordere nur schwach ausgebildet; M<sup>3</sup> von *germanicus* in Sandelzhausen zeigt eine starke vordere und hintere Protoconusfurchen. Das Crochet des M<sup>3</sup> aus Georgensgmünd ist als einfacher Sporn analog zu den M<sup>3</sup> aus Sandelzhausen ausgebildet.

Teile der Sammlung von H. v. MEYER wurden nach Boston und New York verkauft; in Deutschland ging viel Material während des Krieges verloren. Teile der Sammlung von MEYER befinden sich auch in Frankfurt (SMF), in Nürnberg (NHG) und in München (BSP).

Da die Autorin nur wenige Stücke aus Georgensgmünd untersucht hat, können keine weiteren Schlüsse bezüglich der Population von *Prosantorhinus germanicus* in Georgensgmünd gezogen werden; die metrischen und morphologischen Merkmale dieser Stücke sprechen jedoch für eine Zuordnung zu dieser Art. Aus den Diagrammen (Abb. 48-51) geht hervor, daß sich die Maße der Backenzähne aus Georgensgmünd (außer den M<sup>2</sup> und M<sup>1</sup>) eng an den Wertebereich von *germanicus* in Sandelzhausen anpassen. Damit ist belegt, daß es sich in Georgensgmünd eindeutig um die Art *germanicus* handelt.

Weitere Stücke von *Prosantorhinus germanicus*, die sich in München (BSP) befinden:

BSP 1975 I 251: M<sup>1</sup> dextral, Abguß vom Original in Nürnberg (NHG 7292/18g)

BSP 1975 I 252: M<sup>1</sup> sinistral, Abguß vom Original in Nürnberg (NHG 7292/18h)

BSP 1868 XIV 203: P<sub>2</sub>-M<sub>1</sub> sinistral, Abguß vom Original in Wien (NHMW 1877)

BSP 1975 I 253: P<sub>1</sub> dextral, Abguß vom Original in Nürnberg (NHG)

BSP 1975 I 254: P<sub>4</sub> dextral, Abguß vom Original in Nürnberg (NHG)

BSP 1975 I 255: M<sup>1</sup> dextral, Abguß vom Original in Nürnberg (NHG 812/75)

BSP 1975 I 250: M<sup>2</sup> sinistral, Abguß vom Original in Nürnberg (NHG 7292/18i)

BSP 1975 I 249: P<sup>3</sup>, P<sup>4</sup> dextral (zusammengehörig), Abguß vom Original in Nürnberg (NHG 7292/18b).

Die Unterkieferzähne der oben genannten Stücke stimmen morphologisch und metrisch gut mit denen aus Sandelzhausen überein (Abb. 48-51), d. h. die Autorin geht davon aus, daß es sich bei den oben genannten Stücken ebenfalls um die Art *germanicus* handelt.

WANG (1928) führt Stücke aus Georgensgmünd auf, die sich in den Sammlungen von München, Nürnberg und Berlin befinden; er beschreibt, zeichnet und bildet mehrere Zähne dieser Fundstelle unter seiner neuen Art *Dicrorhinus germanicus* ab: Taf. 8, Fig. 1, 2; Taf. 9, Fig. 1, 2; Taf. 10, Fig. 1. Originale von WANG (1928) zu *Prosantorhinus germanicus* aus Georgensgmünd, die sich in München (BSP) befinden:

BSP 1907 I 25: Unterkiefer-Bruchstück (sinistral) mit D<sub>3</sub>, M<sub>1</sub>, Orig. z. WANG (1928: Taf. 9, Fig. 2): Die Milchzähne dieses Unterkiefers entsprechen metrisch und morphologisch den Sandelzhausener Zähnen.

BSP 1902 I 2: I<sub>2</sub> sinistral (Weibchen), Orig. z. WANG (1928: Taf. 10, Fig. 1): Der abgebildete weibliche Schneidezahn stimmt metrisch und morphologisch mit denen aus Sandelzhausen überein.

BSP ASI 7: Sinistrale Oberkiefer-Zahnreihe M<sup>1</sup>-P<sup>2</sup>, Orig. z. WANG (1928: Taf. 8, Fig. 1; Taf. 9, Fig. 1) = Lectotypus zu *Prosantorhinus germanicus* (vgl. Kap. 3.1.2). Die metrischen Merkmale dieser Oberkiefer-Zahnreihe passen – außer den M<sup>2</sup> und M<sup>3</sup>-Werten, die etwas außerhalb liegen – sehr gut zu den Sandelzhausener Werten (Abb. 48-51). Morphologische Merkmale am Lectotypus: M<sup>1</sup>, M<sup>2</sup> und M<sup>3</sup> zeigen eine sehr starke Furchenbildung am Protoloph, der Protoconus wird dadurch rundlich abgeschnürt. Diese für *Prosantorhinus* typische Furchenbildung ist auch an den Sandelzhausener Stücken – jedoch etwas schwächer – zu beobachten. Am Lectotypus zeigt der M<sup>2</sup> eine fast durchgehende äußere Cingulum-Leiste, M<sup>1</sup>, P<sup>3</sup> und P<sup>4</sup> eine ununterbrochene Außencingulum-Leiste ca. 1-2 mm oberhalb der Basis. Bei den Sandelzhausener oberen Molaren fehlt das Außencingulum oder ist als schwacher Saum direkt an der Basis ausgebildet. Am Lectotypus kommt es nicht zur Brückenbildung bei den oberen Prämolaren; diese tritt an den Sandelzhausener Stücken gelegentlich noch auf. Abschließend kann gesagt werden, daß die morphologischen Merkmale des Lectotypus aus Georgensgmünd gut mit denen aus Sandelzhausen übereinstimmen. Bei den kleinen Abweichungen (z. B. die Ausbildung des Cingulums betreffend) handelt es sich um die natürliche Variabilität innerhalb der Art.

Nach der Untersuchung der Vergleichsstücke aus Georgensgmünd geht die Autorin davon aus, daß es sich in Georgensgmünd und Sandelzhausen eindeutig um dieselbe Art handelt.

#### Langenau I bei Ulm (Baden-Württemberg)

Beim Bau der Autobahn Ulm-Würzburg konnte in den Jahren 1976 und 1977 in der Nahe von Ulm (etwa 1 km SW Langenau) ein ungewöhnlich reicher Fundkomplex tertiärer

Wirbeltiere geborgen werden (Langenau 1 und 2); besonders Langenau 1 erwies sich als äußerst fossilreich. Die Funde stammen aus der Zeit der untermiozänen Kirchberger Schichten und sind etwa 17-18 Millionen Jahre alt (MN 4b). Damals hatte sich in der Langenauer Bucht das Mündungssystem eines Flusses ausgebildet. Die häufig wechselnde Transportenergie dieses Flusses durch Verlagerung der Hauptabflußrinne und Ausbildung von Altarmen ist durch eine Wechselfolge von Tonen, Sanden und Kiesen in der Schichtfolge dokumentiert (Stübbrackwassermolasse). Die Funde stammen hauptsächlich aus den untersten Schichten einer maximal 2 m mächtigen, ca. 20 m breiten, mit blaugrauem bis schwarzem Ton gefüllten Rinne eines solchen Altarms und aus den unterlagernden Sanden und Kiesen. Diese seitlich auskeilende Rinne durchzog den ganzen Bereich der Fundstelle und repräsentiert einen ausgesprochenen Stillwasserbereich. Langenau gehört zu den wenigen Fundstellen, an denen Klein- und Großsäuger gleichermaßen repräsentiert sind.

Aus Langenau ist ein kurzfüßiges, horntragendes Nashorn bekannt, das von HEIZMANN, GINSBURG & BULOY (1980: 4) als *Prosantorhinus* sp. bestimmt wurde. Von dieser Gattung liegen zahlreiche Zahn- und Knochenrelikte in bester Erhaltung vor; besonders lakteale Kieferbruchstücke mit Milchschneidezähnen sind aus den Stillwasserablagerungen bekannt. Das Material ist bisher nicht beschrieben und veröffentlicht und kann – wegen der Fülle der Reste – in dieser Arbeit nicht berücksichtigt werden. Lediglich die laktealen Kieferbruchstücke, die in Langenau besser als in Sandelzhausen erhalten sind, wurden zu Vergleichszwecken herangezogen. Schon bei der ersten Durchsicht des Langenauer Materials zeigte sich eine große morphologische und metrische Übereinstimmung mit den Sandelzhausener Stücken, so daß davon ausgegangen werden kann, daß es sich ebenfalls um die Art *Prosantorhinus germanicus* handelt.

Veröffentlichungen zur Fundstelle Langenau liegen von HEIZMANN, GINSBURG & BULOY (1980) und HEIZMANN (1984) vor. In München (BSP 1980 I 26) befindet sich lediglich ein Abguß vom Original aus Stuttgart (SMNS), Unterkiefer-Reihe mit I<sub>2</sub>-M<sub>1</sub> dextral (I<sub>2</sub> noch im Durchbruch), von HEIZMANN als *Prosantorhinus* sp. bestimmt.

#### Österreich

WANG (1929) beschreibt die Rhinocerotiden des Wiener Beckens und bildet ein linkes Unterkiefer-Fragment mit P<sub>3</sub>-M<sub>1</sub> (Taf. 2, Fig. 5) von *Prosantorhinus germanicus* ab, das seiner Meinung nach einen ähnlichen Zahnbau wie die in Bayern gefundenen Stücke aufweist. Es handelt sich jedoch um ein rechtes Unterkiefer-Fragment, das – auf Grund der abweichenden metrischen und morphologischen Merkmale – nicht zu *Prosantorhinus germanicus* gestellt werden kann (freundl. mündl. Mitt. HEISSIG). Da das Stück der Autorin nicht vorliegt und anhand der Abbildung keine detaillierten morphologischen Merkmale zu erkennen sind, kann eine systematische Zuordnung nicht erfolgen.

TEPNER (1915) geht ausführlich auf die neogenen Rhinocerotiden der Steiermark ein; *Prosantorhinus germanicus* wird jedoch nicht erwähnt. Auch THIENIS (1951) befaßt sich mit den Rhinocerotiden des Wiener Jungtertiärs und berichtigt

einige Irrtümer aus der älteren Literatur. Er erwähnt zwar *D. germanicus* = *Prosantorhinus germanicus*, geht aber nicht näher auf Fundorte dieser Art ein. HEISSIG (1972) führt als Vorkommen von *Prosantorhinus germanicus* auch die Steiermark auf, wo die Art in zahlreichen Braunkohlenvorkommen in morphologisch stark gegliederter Umgebung auftritt; er geht jedoch nicht näher auf einzelne Fundorte ein.

Da die Autorin etwaige Fundorte bzw. Stücke von *Prosantorhinus germanicus* in Österreich nicht untersucht hat, kann die Existenz dieser Art dort weder bestätigt noch verworfen werden.

#### Spanien: Buñol (MN 4)

Anhand von wenigen Knochenresten, die robuster als die Knochen der übrigen *Prosantorhinus*-Arten erscheinen, legt CERDENO (1996) die Art *Prosantorhinus* sp. A für diese Fundstelle fest.

#### Frankreich: Savigné-sur-Lathan (MN 5)

Ein Abguß (*Astragalus sinistral*) aus dem Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid, Spanien) veranlaßt CERDENO (1996), die Existenz von *Prosantorhinus germanicus* auch in Savigné festzulegen, da die metrischen Daten von Georgensgmünd und Sandelzhausen denen von Langenau I und Savigné sehr ähnlich sind. Da diese Annahme jedoch nur auf diesem einen *Astragalus*-Abguß aus Savigné beruht, der mit den anderen Fundstellen verglichen wurde, ist eine Einordnung in *Prosantorhinus germanicus* fraglich und bedarf weiterer Überprüfungen und Vergleiche auch anhand von Zahnmaterial.

#### La Grive-St-Alban (MN 7/8)

Nach CERDENO (1996) unterscheidet sich auch das Knochenmaterial von La Grive-St-Alban von allen anderen Formen, was sie als Anlaß nahm, die Art *Prosantorhinus* sp. B aufzustellen. Das Material wurde zuerst *Brachypotherium* zugeordnet; da aber die Astragali größer und kürzer als bei allen anderen *Prosantorhinus*-Arten sind und sich auch von denen in Buñol unterscheiden, handelt es sich laut CERDENO eventuell um eine letzte Form dieser Gattung. CERDENO weist jedoch darauf hin, daß die wenigen Relikte aus Buñol wie auch aus

La Grive-St-Alban keine angemessene statistische Bestätigung erlauben, um eine genauere taxonomische Präzisierung vorzunehmen.

#### Montréal-du-Gers (Beon 1 u. 2, MN 4b)

Nach neuesten Beschreibungen dieser Fundstelle von ANTOINE & DURANTION (1997) und ANTOINE (1997) wird die ungewöhnlich hohe Anzahl von sechs Nashorn-Gattungen in Montréal-du-Gers bestätigt, die auch *Prosantorhinus germanicus* einschließt. *Protaceratherium mmutum* und die neu aufgestellte Art *Aegyrcatherium beonensis* werden eingehend behandelt, eine genaue Beschreibung der Art *Prosantorhinus germanicus* von dieser Fundstelle steht noch aus. Das bisher unveröffentlichte Material von *Prosantorhinus germanicus* aus Montréal-du-Gers, das sich in Toulouse (MHNT) befindet, wird daher von der Autorin nur zu Vergleichszwecken herangezogen.

Nach jüngsten Diskussionen zwischen HEISSIG und ANTOINE hat sich herausgestellt, daß das zuerst an Zahnrelikten als *Prosantorhinus germanicus* bestimmte Nashorn von Montréal-du-Gers tridactyl ist und somit nicht zur Art *Prosantorhinus germanicus* gestellt werden kann, da diese Art tetradactyl ist. Die Zähne von *Prosantorhinus germanicus* und der noch nicht bestimmten Nashorn-Art sind sich sehr ähnlich (freundl. mündl. Mitt. HEISSIG).

#### 3.1.13 Die Vergleichsarten von *Prosantorhinus germanicus*

##### *Prosantorhinus douvillei* (OSBORN, 1900)

Diese von OSBORN (1900) als „*Diceratherium Douvillei*“ an Material aus Beaugency-Tavers (Frankreich) aufgestellte Art wird stratigraphisch wie *Prosantorhinus germanicus* eingeordnet und zeigt odontologisch die gleichen morphologischen Merkmale, beide Arten sind jedoch verschieden groß. *Prosantorhinus douvillei* ist die größere Art und tritt in Westeuropa (Frankreich, Spanien, Portugal) auf. An den französischen Fundstellen Neuville-aux-Bois (MN 3b) und Chevilly (MN 4b) ist *douvillei* mit einigen Relikten repräsentiert, aus Baigieux-en-Beauce (mittl. Orleanium, MN 4b), Beaugency-

MN-Zonierung nach MEIN	Deutschland	Frankreich	Spanien/Portugal
MN 7/8		La Grive **	
MN 6	Georgensgmünd *		
MN 5	Sandelzhausen *	Pontlevoy ∇ Savigné ** ? Beaugency ∇	
MN 4b	Langenau *	Montréal ∇ ? Bézian à la Romieu ∇ ? oder * ? Baigneaux * ? Chevilly ∇	Lissabon •
MN 4a		Artenay ∇ ? ** ? ♦ ?	Bunol ** Artesilla ∇
MN 3b		Neuville-aux-Bois ♦ Chilleurs-aux-Bois ♦ Chitenay • ? oder ♦ ?	

- \* *Prosantorhinus germanicus*
- \*\* *Prosantorhinus* sp.
- *Prosantorhinus* cf. *germanicus*
- ∇ *Prosantorhinus douvillei*
- ♦ *Diceratherium aurelianense*

Tab. 49: Stratigraphische Tabelle zu den Fundorten der Gattung *Prosantorhinus*.

Tavers (oberes Orleanium, MN 5), Bézian à la Romieu (mittl. Orleanium, MN 4b), sowie Pontlevoy-Thenay (oberes Orleanium, MN 5) liegen dagegen zahlreiche Knochen und Zähne zum Vergleich vor. Material von *Prosantorhinus douvillei* befindet sich an folgenden Museen:

#### Deutschland

##### München (BSP):

BSP 1993 IX 104, P<sub>3</sub> sinistral, Beaugency-Tavers, als *Prosantorhinus cf. germanicus* bestimmt

BSP 1993 IX 103, M<sup>1</sup> dextral, Beaugency-Tavers, als *Prosantorhinus cf. germanicus* bestimmt

##### Frankreich

##### Paris (MNHN):

Material aus Baigneaux-en-Beauce ist nur als *Prosantorhinus* bestimmt:

MNHN Ba 1750, D<sup>1</sup> dextral

MNHN Ba 1779, D<sup>1</sup> dextral

MNHN Ba 1766, D<sup>2</sup> sinistral

MNHN Ba 1764, D<sup>1</sup> dextral

MNHN Ba 1747, D<sup>1</sup> dextral

MNHN Ba 1765, D<sup>1</sup> dextral

MNHN Ba 1667, Oberkiefer-Bruchstück sinistral mit P<sup>2</sup>-M<sup>1</sup>

MNHN Tav 82, Oberkiefer-Bruchstück sinistral mit P<sup>2</sup>-M<sup>1</sup>, „*Diceratherium douvillei*“, Holotyp zu OSBORN (1900: 239, Abb. 6), Beaugency-Tavers

MNHN Tav 80, Unterkiefer-Bruchstück dextral mit P<sub>2</sub>-P<sub>4</sub>, M<sub>1</sub> fehlt, M<sub>2</sub>, M<sub>3</sub>, abgebildet von CERDEÑO (1996: 118, Taf. 18, Fig. 2), „*Diceratherium douvillei*“, Beaugency-Tavers

MNHN FP 581, Unterkiefer-Bruchstück mit P<sub>2</sub>, P<sub>3</sub>, D<sub>3</sub>, M<sub>1</sub>-M<sub>2</sub>, *Prosantorhinus douvillei*, Falun Pontlevoy

MNHN FP 1784, Oberkiefer-Bruchstück mit P<sup>2</sup>-P<sup>4</sup>, „*Diceratherium douvillei*“, Collection Bourgeois, Pontlevoy (abgebildet bei CERDEÑO (1996: 115, Taf. 17, Abb. 6))

MNHN FP 2145, D<sup>1</sup> dextral, *Prosantorhinus douvillei*, Pontlevoy

MNHN FP 2076, D<sup>1</sup> dextral, *Prosantorhinus douvillei*, Pontlevoy

Blois (MHNB): Einige Stücke von *Prosantorhinus douvillei* aus Pontlevoy-Thenay ohne Nummern.

Tours (MHNT): Einige Stücke von *Prosantorhinus douvillei* aus Beaugency-Tavers ohne Nummern.

Lyon (UCBL): FSL 213985, M<sup>2</sup> sinistral (Abguß), „*Diceratherium douvillei*“, Chevilly.

Lyon (MHNL): Or 3168, I<sup>1</sup> sinistral (Weibchen?), *Prosantorhinus*, Baigneaux-en-Beauce; die meisten Stücke ohne Nummer.

Orléans (MSNO): Einige Stücke von *Prosantorhinus douvillei* aus Beaugency-Tavers; alle ohne Nummer.

Weiteres Material der Gattung *Prosantorhinus*, das nicht von der Autorin untersucht wurde, befindet sich an folgenden Museen:

Spanien: Buñol (Valencia, MPV); Artesilla (Zaragoza, MPZ).  
Portugal: Lissabon (UNL).

Autoren, die *Prosantorhinus douvillei* beschrieben bzw. abgebildet haben

OSBORN (1900: 239) stellt in seinem Werk über die Phylogenie der europäischen Nashörner die neue Art *Diceratherium douvillei* auf, kann sie in ihren stammesgeschichtlichen Beziehungen aber nicht einordnen. Er beschreibt kurz den Holotyp (Oberkiefer-Zahnreihe sinistral mit P<sup>2</sup>-M<sup>2</sup>) aus dem – wie er meint – Untermiozän der Sables de l'Orléanais (Beaugency-Tavers) und bildet das Stück ab (S. 239, Abb. 6). Der Holotyp befindet sich heute in Paris (MNHN Tav 82). OSBORN widmet den Namen für die neue Art HENRI DOUVILLE, dem er zu Dank verpflichtet ist, da OSBORN den Holotyp beschreiben und das Foto des Typusstückes von DOUVILLE veröffentlichen durfte.

MAYET (1908) beschreibt kurz einige Stücke von *Diceratherium douvillei* von den Fundstellen Artenay sowie Beaugency-Tavers und bildet den Holotypus (Oberkiefer-Zahnreihe sinistral P<sup>2</sup>-M<sup>2</sup>, MAYET 1908: 91, Abb. 25) und zwei weitere Stücke dieser Art ab (Oberkiefer-Zahnreihe sinistral P<sup>1</sup>-M<sup>1</sup>, MAYET 1908: 92, Abb. 26 aus Neuville-aux-Bois; Unterkiefer sinistral P<sub>1</sub>-M<sub>3</sub>, dextral P<sub>3</sub>-M<sub>3</sub>, MAYET 1908: 93, Abb. 27 aus Neuville-aux-Bois). Des Weiteren zeigt MAYET Stücke von anderen Fundstellen:

*Diceratherium douvillei*: I<sub>2</sub> sinistral und dextral (MAYET 1908: Taf. 3, Fig. 2 a,b; Chilleur-aux-Bois)

*Diceratherium douvillei*: Unterkiefer-Zahnreihe dextral P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub> (MAYET 1908: Taf. 3, Fig. 4; Neuville-aux-Bois)

*Diceratherium douvillei*: M<sup>2</sup> sinistral (MAYET 1908: Taf. 3, Fig. 5; Chevilly).

STEHLIN & HELBING (1925: 115) beschreiben ein „*Rb. sp. II*“ aus der Collection BOURGEOIS, das odontologisch *Rb. cf. brachypus* ähnelt, aber viel kleiner ist. Nach der Meinung der Autoren ist das *Rb. sp. II* aus Pontlevoy identisch mit der kleinen Art aus Baigneaux. Da bei STEHLIN & HELBING (1925) kein Stück von *Rb. sp. II* abgebildet ist, bleibt offen, ob die Art *germanicus* oder *douvillei* gemeint ist. HEIZMANN, GINSBURG & BULOT (1980: 6) geben für die Fundstelle Baigneaux-en-Beauce die Art *Prosantorhinus germanicus* an, ohne näher darauf einzugehen.

ANTUNES & GINSBURG (1983) beschreiben die portugiesischen Rhinocerotiden im Tejo-Becken bei Lissabon: Im späteren Burdigal (IVb) gab es drei Nashorn-Formen, die u.a. auch im mittleren und oberen Burdigal in Frankreich auftreten und *Prosantorhinus cf. germanicus* einschließen; im oberen Burdigal (Va) existiert *Prosantorhinus cf. germanicus* noch ohne evolutive Veränderungen.

GINSBURG & BULOT (1984: 360ff.) beschreiben die vier miozänen Rhinocerotiden-Arten von Bézian à la Romieu (Gers, MN 4b), zu denen auch *Prosantorhinus germanicus* gehört.

Das Material von Bezian wurde mit den Resten aus Baigneaux-en-Beauce verglichen und an beiden Fundstellen von den Autoren als *Prosantorhinus germanicus* bestimmt. Bei dem von STEHLIN & HEIBING (1925: 115) erwähnten „*Rb.* sp. III“ handelt es sich nach Meinung von GINSBURG & BULOT (1984: 364) um *Prosantorhinus germanicus*. Das Vorkommen der Gattung *Prosantorhinus* wird von GINSBURG, MAUBERT & TEIXEIRA-ANTUNES (1987: 307) in Baigneaux-en-Beauce zwar an zahlreichen Resten bestätigt, um welche Art es sich handelt, bleibt jedoch unklar.

GINSBURG (1990) beschreibt die Faunen von verschiedenen Fundstellen im Loire-Becken und gibt folgende Nashorn-Arten an:

Chitenay (MN 3): *Prosantorhinus* cf. *germanicus*  
 Chilleurs-aux-Bois und Neuville-aux-Bois (MN 3): ?*Prosantorhinus* cf. *douvillei*  
 Baigneaux-en-Beauce (MN 4): *Prosantorhinus germanicus*  
 Beaugency-Tavers (MN 5): *Prosantorhinus douvillei*

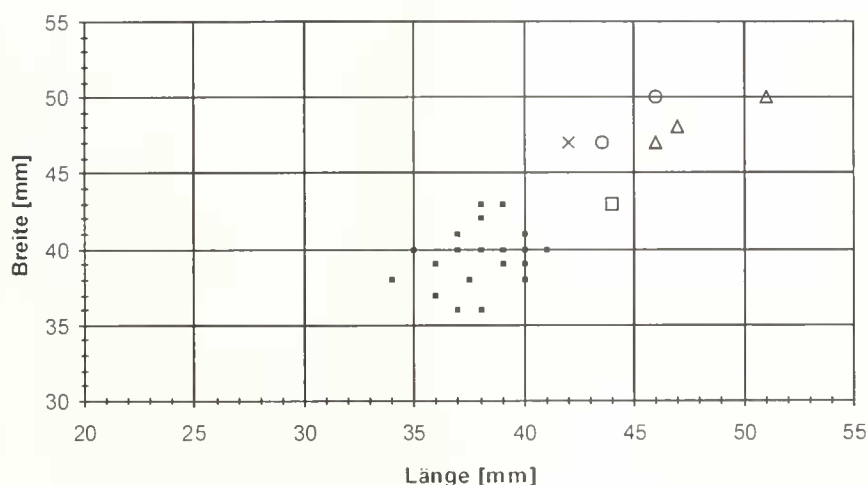
Pontlevoy-Thenay (MN 5): *Prosantorhinus douvillei*  
 Falun de la Touraine (Savigné-sur-Lathan, MN 5): *Prosantorhinus douvillei*.

In seiner Faunenliste des Orléanais gibt GINSBURG (1990: 172) beide *Prosantorhinus*-Arten für die Fundstelle Baigneaux an!

CERDEÑO (1996) zeigt Unterschiede der beiden Arten *germanicus* und *douvillei* auf, ordnet Stücke aus Lissabon und Baigneaux der Art *douvillei* zu.

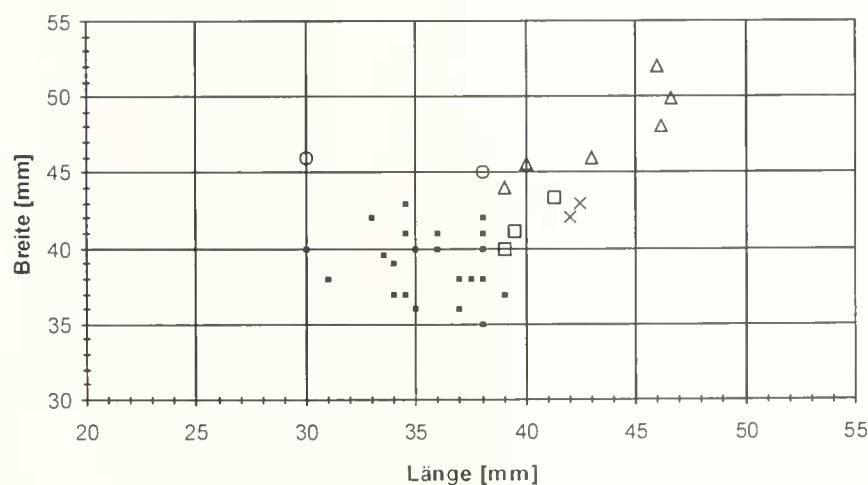
Diskussion: OSBORN (1900) kann seine neue Art *douvillei* systematisch nicht einwandfrei zuordnen und stellt sie deshalb zu den Diceratheriinae wegen des „crenelierten vorderen Randes des Metalophs“ (= Crochet) an den oberen Prämolaren. Ein als mehrfacher Sporn ausgebildetes Crochet ist jedoch nicht das entscheidende Merkmal, um die Art *douvillei* zur Gattung *Diceratherium* zu stellen. Die Gattung *Diceratherium* MARSH, 1875 kommt mit den Arten *armatum*, *niobrarense* und

### M2-Werte verschiedener Fundstellen



- *Prosantorhinus germanicus*  
Sandelzhausen
- *Prosantorhinus germanicus*  
Georgensgmünd
- *Prosantorhinus douvillei*  
Baigneaux
- △ *Prosantorhinus douvillei*  
Beaugency
- × *Prosantorhinus douvillei*  
Pontlevoy

### M1-Werte verschiedener Fundstellen



- *Prosantorhinus germanicus*  
Sandelzhausen
- *Prosantorhinus germanicus*  
Georgensgmünd
- *Prosantorhinus douvillei*  
Baigneaux
- △ *Prosantorhinus douvillei*  
Beaugency
- × *Prosantorhinus douvillei*  
Pontlevoy

Abb. 48: Streudiagramme zu den metrischen Merkmalen bei M<sup>2</sup> und M<sup>1</sup> von *Prosantorhinus germanicus* und *Prosantorhinus douvillei* verschiedener Fundstellen.

*amectens* im Oligozän von Nordamerika vor und besaß zwei nebeneinandersitzende Hörner. Da die Art *douvillei* nur ein nasales Horn aufweist, kann sie nicht mit der Gattung *Diceratherium* in Verbindung gebracht werden. Die Art *douvillei* zeigt hingegen vergleichbare morphologische Merkmale wie die Art *germanicus* (z. B. das crenelierte Crochet und den lingualen Cingulum-Riegel an den oberen Prämolaren sowie die für *Prosantorhinus* typische Anwachsstreifung); *douvillei* kann deshalb als die größere Art der Gattung *Prosantorhinus* bezeichnet werden.

MAYET (1908) übernimmt für seine Stücke aus Neuville-aux-Bois, Artenay, Chevilly und Chilleur-aux-Bois den von OSBORN aufgestellten Artnamen *douvillei* und stellt die Art ebenfalls zur Gattung *Diceratherium*, da nur drei Prämolaren im Unterkiefer vorhanden sind, das Crochet der oberen Prämolaren creneliert ist, und die Bezahnung Ähnlichkeit mit der von *Aceratherium* aufweist. Da die Autorin den von MAYET (1908: 93, Abb. 27) abgebildeten Unterkiefer nur aus der Literatur kennt, kann bezüglich des Fehlens des  $P_1$  keine Aussage getroffen werden. Meist fällt der  $P_1$  früh aus, wonach die Alveole wieder zuwächst und der Kieferknochen dadurch den Anschein erweckt als wäre kein  $P_1$  vorhanden gewesen. MAYET zweifelt die systematische Stellung der Art *douvillei* an, kann aber keine bessere Zuordnung treffen und behält den Gattungsnamen *Diceratherium* für *douvillei* bei. Bei den von MAYET gezeigten Abbildungen wird deutlich, daß die Zähne von *douvillei* um einiges größer sind als die von *germanicus*.

STEHLIN & HELBIG (1925: 115) erwähnen ein „*Rb.* sp. III“ aus Pontlevoy, das der kleinen Art in Baigneaux ähnelt. Von diesen beiden Fundstellen ist die Art *douvillei* bekannt; da die Autoren jedoch keine Stücke abbilden, kann bezüglich des erwähnten Nashorns, das odontologisch zwar „*Rb.*“ cf. *brachypus* ähnelt, aber viel kleiner ist, keine Aussage getroffen werden.

ANTUNES & GINSBURG (1983) beschreiben *Prosantorhinus* cf. *germanicus* aus dem Tejo-Becken bei Lissabon. Bei dem von ANTUNES & GINSBURG (1983: Taf. 2, Fig. 1) abgebildeten rechten  $M^2$  handelt es sich nicht wie angeführt um *Prosantorhinus* cf. *germanicus*, sondern wie bei ZBYSZEWSKI (1949: Taf. 1, Fig. 2) richtig als „*Diceratherium* cf. *douvillei*“ erwähnt um *Prosantorhinus douvillei*. Das gleiche gilt für den rechten juvenilen Unterkiefer mit  $D_2$ - $D_3$ , der bei ANTUNES & GINSBURG (1983: Taf. 2, Fig. 2) als *Prosantorhinus* cf. *germanicus* abgebildet und bei ZBYSZEWSKI (1949: Taf. 2, Fig. 14, 14a) richtig als „*Diceratherium* cf. *douvillei*“ = *Prosantorhinus douvillei* gezeigt wird, sowie für den linken  $P^1$ , der von ANTUNES & GINSBURG (1983: Taf. 4, Fig. 2) als *Prosantorhinus* cf. *germanicus* gezeigt und bei ZBYSZEWSKI (1949: Taf. 1, Fig. 3) richtig als „*Diceratherium* cf. *douvillei*“ = *Prosantorhinus douvillei* abgebildet wird.

Die Autorin ist der Meinung, daß die von ANTUNES & GINSBURG (1983: 90ff.) angegebenen Zahnmaße von *Prosantorhinus* cf. *germanicus* eher zu denen von Baigneaux, Beaugency und Pontlevoy passen, wo *Prosantorhinus douvillei* vorkommt, so daß es sich im Tejo-Becken wohl eher um die Art *Prosantorhinus douvillei* handeln wird.

Bei den von GINSBURG & BULOT (1984, Taf. 5, Fig. 1-6) abgebildeten Zähnen handelt es sich nach Meinung der Autorin nicht um die Art *germanicus*. Die abgebildeten Zähne zeigen zwar die für *Prosantorhinus* typischen morphologischen Merkmale, sind aber deutlich größer:

$I^1$  sinistral, Taf. 5, Fig. 1a, b: dieser weibliche  $I^1$  ist wesentlich schmäler und auch kürzer als ein weiblicher  $I^1$  aus Sandelzhausen;

$D_2$  dextral, Taf. 5, Fig. 4 a-c: der Zahn ist länger und etwas breiter als ein  $D_2$  aus Sandelzhausen;

$P_4$  dextral, Taf. 5, Fig. 5 a, b: auch dieser Zahn ist etwas größer als ein  $P_4$  aus Sandelzhausen;

$M_1$  dextral, Taf. 5, Fig. 6 a, b: der Molar ist größer als die Vergleichsstücke aus Sandelzhausen.

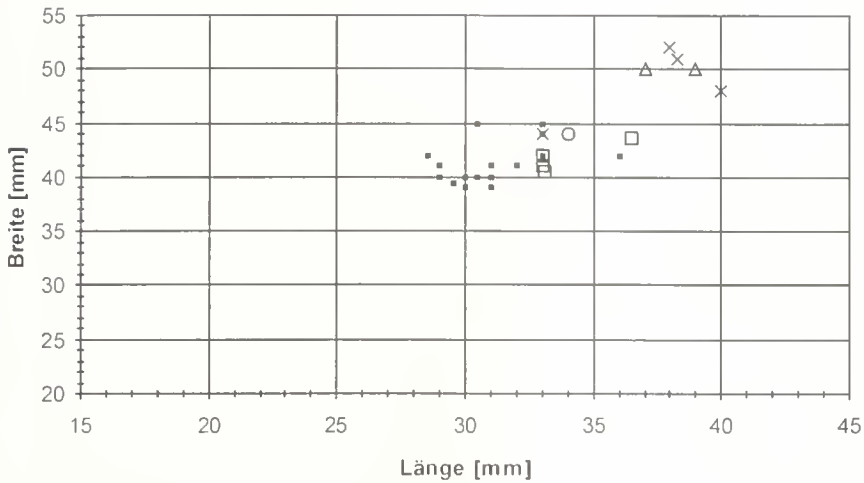
Die Autorin spricht sich deshalb für eine Zuordnung der abgebildeten Zähne zu *Prosantorhinus douvillei* aus; zu welcher Art der  $I^1$  sin (Taf. 5, Fig. 1a, b) zu stellen ist bleibt fraglich, da der Autorin zwar obere weibliche Incisiven aus Sandelzhausen von vergleichbarer Länge wie der abgebildete  $I^1$  bekannt sind, die Stücke aus Sandelzhausen sind jedoch deutlich breiter. Ob *Prosantorhinus douvillei* einen länglichen und sehr schmalen weiblichen  $I^1$  besaß, ist der Autorin nicht bekannt.

GINSBURG, MAUBERT & TEILLES-ANTUNES (1987: 307) erwähnen von Baigneaux-en-Beauce zahlreiche Reste einer kleinen *Prosantorhinus*-Art, die von der Statur *Prosantorhinus germanicus* ähnelt. In Beaugency-Tavers und Pontlevoy-Thenay finden sich Reste einer größeren Art derselben Gattung: *Prosantorhinus douvillei*. Nun wurden in Tavers Stücke gefunden, die denen von Baigneaux gleichen. Die Autoren sehen es als gewagt an, im Material von Beaugency-Tavers nicht eine Mischung beider Arten, sondern eine intermediäre Form zu sehen. Die Autorin ist der Meinung, daß es sich an den Fundstellen Pontlevoy, Baigneaux-en-Beauce und Beaugency-Tavers um die Art *douvillei* handelt, da die Zähne dort zwar vergleichbare morphologische Merkmale zeigen, aber deutlich größer sind.

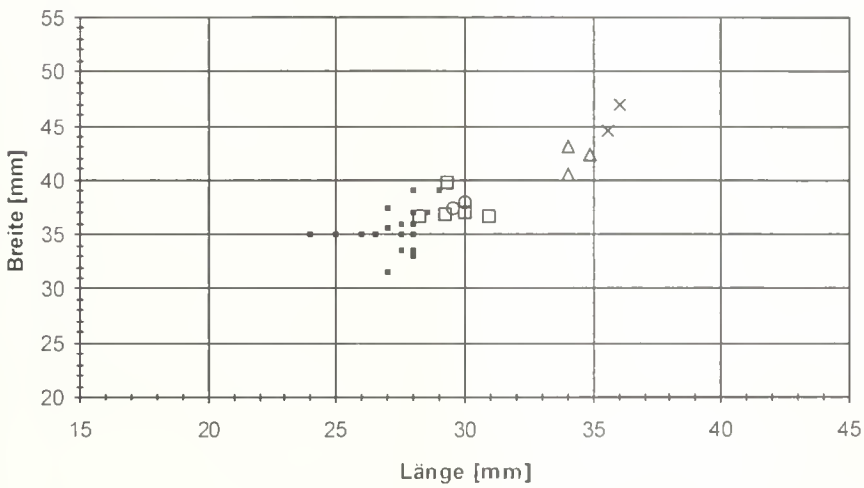
GINSBURG (1990) gibt für die Fundstellen Chitenay (MN 3) und Baigneaux-en-Beauce (MN 4) die Art *germanicus* und für die Fundstellen Chilleurs-aux-Bois und Neuville-aux-Bois (MN 3), Beaugency-Tavers (MN 5), Pontlevoy-Thenay (MN 5) und Savigné-sur-Lathan (MN 5) die Art *douvillei* an. In seiner Faunenliste gibt GINSBURG (1990: 172) sogar beide *Prosantorhinus*-Arten für Baigneaux an. Zwar hat die Autorin Stücke aus Chitenay, Chilleurs-aux-Bois und Neuville-aux-Bois nicht gesehen, da die Gattung *Prosantorhinus* ab MN 3, die Art *germanicus* jedoch erst ab MN 4 bekannt ist, ist es sehr unwahrscheinlich, daß *germanicus* an den genannten Fundstellen vorkam. Die Autorin ist eher der Meinung, daß es sich in Neuville um die Art *Diceratherium auelianense* handeln könnte, da von dieser Fundstelle ein Metacarpale III von P. O. ANTOINE (Toulouse, frdl. mdl. Mitt.) dieser Art zugeordnet wurde. Des Weiteren beschreibt CIRIENO (1993) *Diceratherium auelianense* von den Fundstellen Neuville und Chilleurs.

In Baigneaux haben die beiden *Prosantorhinus*-Arten – wie von GINSBURG (1990) erwähnt – nach Meinung der Autorin nicht zusammen existiert. Es handelt sich um zwei Arten, die

## P4-Werte verschiedener Fundstellen



## P3-Werte verschiedener Fundstellen



## P2-Werte verschiedener Fundstellen

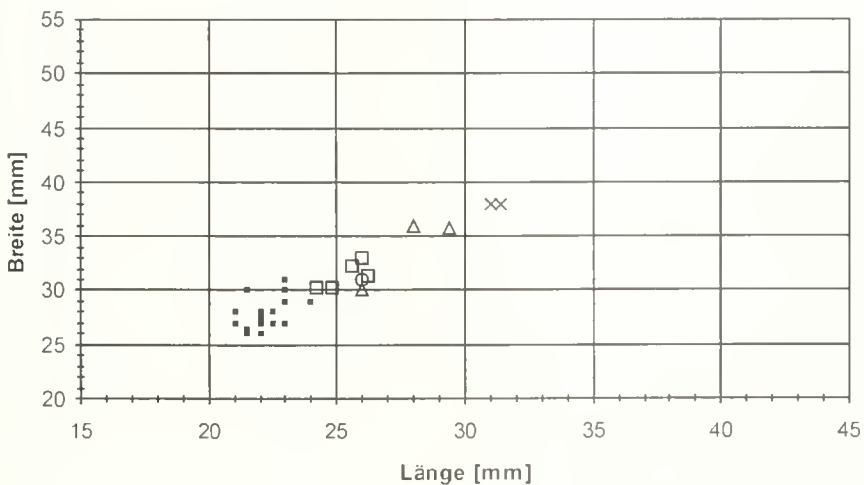


Abb. 49: Streudiagramme zu den metrischen Merkmalen bei  $P^1$  -  $P^2$  von *Prosantorhinus germanicus* und *Prosantorhinus douvillei* verschiedener Fundstellen.

sich in der Größe und der geographischen Verbreitung unterscheiden, d. h. das Vorkommen von *germanicus* ist auf Deutschland und eventuell auf die französischen Fundorte Savigné-sur-Lathan und Bézian à la Romieu beschränkt, was bei letzteren Fundorten noch nicht eindeutig geklärt ist. Die größere Art *douvillei* kommt hingegen in Westeuropa vor (Frankreich, Spanien, Portugal).

Studien über die Gattung *Prosantorhinus* (CERDENO 1996) haben gezeigt, daß die Unterschiede der beiden Arten *germanicus* und *douvillei* am postkranialen Skelett größer sind als an Zahnresten und hauptsächlich Größe und Proportionen betreffen. Material, das zuerst als „*Diceratherium douvillei*“ und *Gamdattherium rexmanuelli* ANTUNES & GINSBURG, 1983 bestimmt wurde, genauso wie einige Stücke, die als *Diaceratherium aurocluanense* (NOUËL, 1866) bei Lissabon bestimmt wurden, werden von CERDENO (1996) als *Prosantorhinus douvillei* betrachtet. Auch Reste aus Baigneaux, die zuerst *Prosantorhinus germanicus* zugeordnet wurden, werden von CERDENO (1996) ebenfalls als *Prosantorhinus douvillei* berücksichtigt.

Die Autorin stimmt der Meinung von CERDENO (1996) aus den oben schon diskutierten Gründen zu, kann jedoch bezüglich des von CERDENO erwähnten postcranialen Skelettes keine Aussage treffen. Abschließend kann festgehalten werden, daß der Gattung *Prosantorhinus* zwei Arten zugeordnet werden können, die sich in der Größe und der geographischen Verbreitung unterscheiden, d. h. *germanicus* ist auf Fundorte in Deutschland beschränkt, die größere Art *douvillei* kommt in Frankreich, Spanien und Portugal vor; die morphologischen Merkmale der Zähne beider Arten sind vergleichbar, *douvillei* zeigt hingegen größere metrische odontologische Werte.

Die umstrittene systematische Stellung der Art *tagicus*  
 ROMAN, 1907: *Ceratorhinus tagicus*, *Prosantorhinus tagicus*,  
*Dicerorhinus tagicus*, *Diceratherium minutum*,  
*Protaceratherium tagicum*

Meinungen verschiedener Autoren im historischen Überblick:

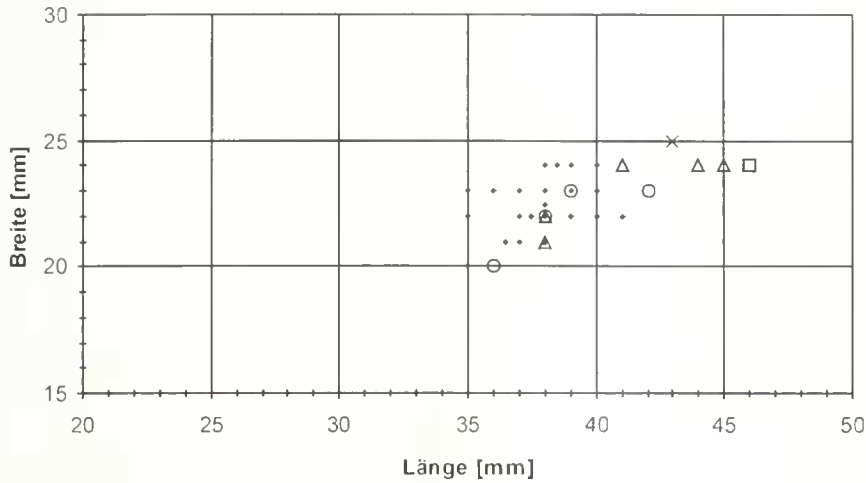
- ROMAN (1907: 42, Taf. 3, Fig. 1) stellt anhand einer fast kompletten Oberkiefer-Bezahnung ( $P^2-M^1$  dextral und  $P^1-M^1$  sinistral) eines Nashorns von kleiner Größe aus Horta das Tripas (bei Lissabon, Portugal) die neue Art *Rhinoceros* (*Ceratorhinus?*) *tagicus* nov. sp. auf. Nach ROMAN gehört *Rh. tagicus* einer ganz anderen Gruppe an als *Rh. minutus* und er stellt deshalb die Art *tagicus* zur „benachbarten“ Form *Rh. sansaniensis*. Ein Abguß des Holotypus von ROMAN aus Horta das Tripas (MN 3) befindet sich in Lyon (UCBL), das Original wird in Lissabon (CSGP) aufbewahrt.
- MAYET (1908: 113ff., Taf. 2, Fig. 5, 6) erwähnt *Rhinoceros* (*Ceratorhinus?*) *tagicus* ROMAN mit dem Zusatz: race *ligericus*; dieses kleine Tier ist aus den unteren Teilen des Orléanais, Suevres und Chitenay bekannt. Laut MAYET ähnelt das kleine Nashorn aus dem Orléanais der Art *Ceratorhinus tagicus* aus der Umgebung Lissabons; die portugiesische Art ist jedoch noch etwas kleiner. MAYET bestimmt das Nashorn aus Selles-sur-Cher auch als *Ceratorhinus tagicus*. Er bildet des Weiteren

ein rechtes Unterkiefer-Fragment mit  $P_3-M_1$  aus Chitenay als *Ceratorhinus tagicus*, race *ligericus* ab (Taf. 1, Fig. 7); das Stück befindet sich heute in Lyon (UCBL).

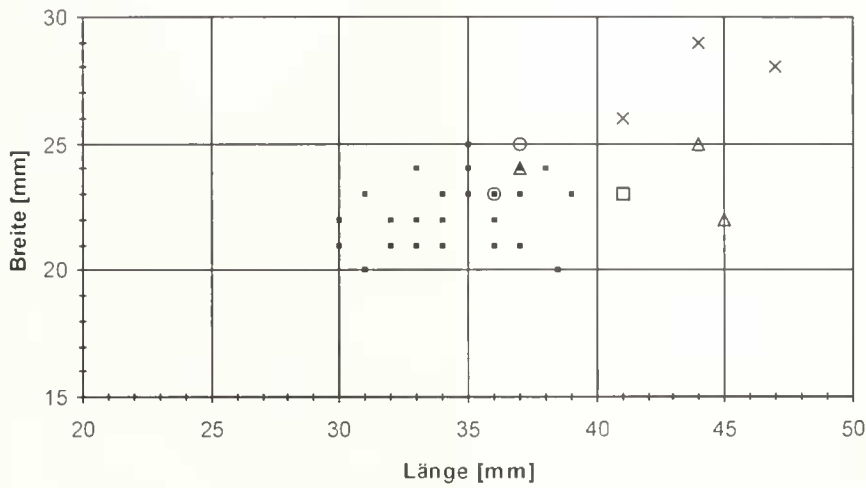
- WANG (1928: 205) äußert, daß von der Gattung *Dicerorhinus* mehrere Arten vorhanden, die überall bekannten aber nur *germanicus* und *simorrensis* sind. Die Vorläufer dieser beiden Arten sind, wie ROMAN (1912, 1914 und 1924) festgestellt hat, *tagicus* (ROMAN 1910: 3; 1912, Taf. 8, Fig. 4; MAYET 1908: 116, Abb. 41) und *tagicus* mutatio *ligerica* (MAYET 1908, Taf. 2, Fig. 5; ROMAN 1912: 73, Abb. 21). Nach WANG sind diese beiden Formen so stark verschieden, wie auch ROMAN (1912: 63) bemerkt hat, daß sie von WANG, – wie *germanicus* dem *simorrensis* gegenübergestellt – in zwei Arten unterteilt werden: *tagicus* und *ligericus*. Die unteren  $P_1$  sind bei *germanicus* und *tagicus* schon sehr reduziert. WANG erwähnt als Vorläufer der Art *tagicus* die Art *germanicus*.
- ROMAN & VIRET (1934) geben *Ceratorhinus tagicus* aus La Romieu an (Taf. 9, Fig. 9-11) und bemerken, daß die metrischen Zahnmerkmale denen von *Ceratorhinus tagicus* des Aquitans von Budenheim ähneln. In der Tabelle S. 66 wird die stratigraphische Verbreitung von *Ceratorhinus tagicus* mit „unteres Burdigal – unteres Vindobon?“ angegeben. Der von ROMAN & VIRET gezeigte obere Incisiv (Taf. 9, Fig. 11) befindet sich heute in Lyon (UCBL 320217) und wurde auf verschiedenen Beizetteln einmal als *Ceratorhinus tagicus* und auch als *Prosantorhinus germanicus* bestimmt.
- Nach HFISSIG (1972: 69) läßt sich das Oberkiefergebiß des Holotypus von „*Dicerorhinus tagicus*“ (ROMAN, 1907) sehr gut an *Prosantorhinus* anschließen. Alle Zähne von „*Dicerorhinus tagicus*“ sind laut HFISSIG zwar erheblich kleiner als die von *Prosantorhinus germanicus*, dennoch hat der Holotypus von *tagicus* laut HFISSIG denselben Typ der Außenwand und des Cingulums wie *Prosantorhinus germanicus*. HFISSIG ordnet der Gattung *Prosantorhinus* zwei Stammlinien zu, deren eine die Arten *tagicus* und *germanicus*, die andere die Art *douvillei* umfaßt.
- GINSBURG & TELLES-ANTUNES (1979) beschreiben die Nashörner des unteren und mittleren Miozäns bei Lissabon: Im Tejo-Becken (Ober-Aquitain) wurde seit der Fauna von Horta das Tripas, die von ROMAN (1907) genannt wird, kein Nashorn mehr gefunden. Die Autoren bezeichnen das kleine Nashorn aus dieser Fauna, das in Europa in diesem Niveau zum ersten Mal durch Migration erscheint, als *Prosantorhinus tagicus*. Die im Mittelburdigal gut repräsentierte Form *Prosantorhinus douvillei* ist, nach Meinung der Autoren, sehr wahrscheinlich durch Evolution vor Ort aus *Prosantorhinus tagicus* hervorgegangen.
- GINSBURG, HUIN & LOCHER (1981) beschreiben die Gattung *Protaceratherium minutum* (CUVIER, 1822) aus dem Unter-Miozän von Beilleaux. Nach der Diagnose der Autoren handelt es sich um ein *Aceratherium* von geringer Größe, bei dem ein Crochet an den Prämolaren und besonders Molaren vorhanden ist. GINSBURG, HUIN & LOCHER diskutieren auch die Meinungen und Bestimmungen früherer Autoren: Ein Schneidezahn aus Chitenay, abgebildet von MAYET (1908: 113, Abb. 38) als *Ceratorhinus tagicus* race *ligericus*, scheint ein männlicher Schneidezahn von *Protaceratherium minutum* zu sein.



m3-Werte verschiedener Fundstellen



m2-Werte verschiedener Fundstellen



m1-Werte verschiedener Fundstellen

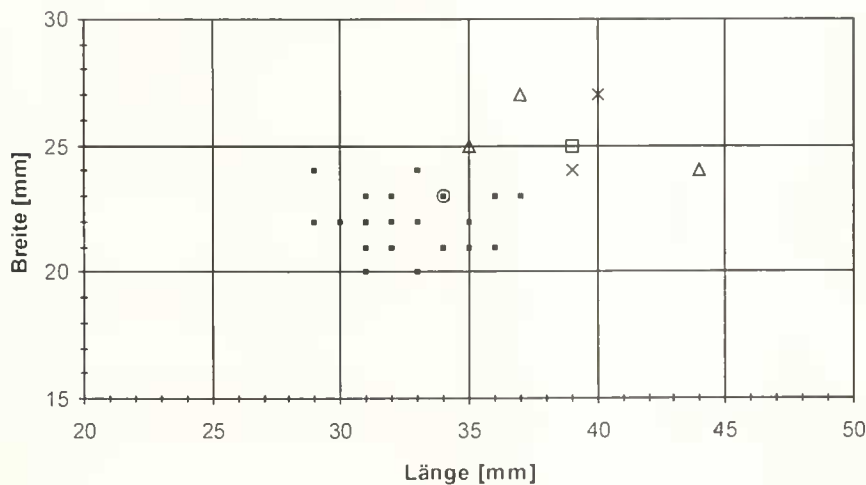


Abb. 50: Streudiagramme zu den metrischen Merkmalen bei  $M_1 = M_1$  von *Prosantorhinus germanicus* und *Prosantorhinus douvillei* verschiedener Fundstellen.

• ANTONIS & GINSBURG (1983) überarbeiten nochmals die systematische Stellung der Art *tagicus*, führen Meinungen anderer Autoren auf und ordnen die Art *tagicus* der Gattung *Protaceratherium* zu. Der Gattungsname *Protaceratherium* wurde von ABEL (1910) anhand des „*Rhinoceros*“ *minutus* CUVIER aufgestellt.

• PROTHERO, GUTRIN & MANNING (1989) äußern sich nur kurz zur *Dicerorhinus*-Gruppe, einer wichtigen Nashorn-Linie im europäischen Miozän. Sie vermuten, daß diese Linie aus der spärlich bekannten Art „*Ceratorhinus tagicus*“ (ROMAN) entstanden sein konnte, einem Taxon, das dringend einer Revision bedarf. Die stratigraphische Verbreitung dieser Art erstreckt sich vom unteren Aquitan bis zum oberen Burdigal und einige Stücke des Materials, die dieser Art zugeordnet wurden, stellte man zu den Gattungen *Protaceratherium* und *Prosantorhinus*. Der erste unzweifelhafte *Dicerorhinus* ist nach Meinung der Autoren das mittelgroße, brachydonte *Dicerorhinus sansaniensis* (= *Lartetotherium sansaniense*).

• Nach CERDANO (1996) ist „*Prosantorhinus*“ *tagicus* (= „*Ceratorhinus*“ *tagicus*, = *Protaceratherium tagicum*) ein Synonym zu *Protaceratherium minutum*.

Diskussion: Bei der Art *tagicus* handelt es sich um eine Form, bei der nur der Holotyp aus Horta das Tripas (MN 3) eindeutig zu dieser Art gestellt werden kann. Die von den Autoren im historischen Überblick beschriebenen Stücke gehören meist zu *Protaceratherium minutum*. Die Autorin hat zwar nur zeitgleiche Formen mit *Prosantorhinus germanicus* verglichen und deshalb keine Stücke von *tagicus* bearbeitet, dennoch wird *tagicus* anhand der Meinungen aus der Literatur diskutiert, da die Art auch in Verbindung mit der Gattung *Prosantorhinus* von HEISSIG (1972) erwähnt wird.

ROMAN (1907) ist der Meinung, daß das kleine Nashorn aus Portugal nichts mit *Rb. minutus* gemein hat und stellt seine neue Art *tagicus* deshalb zur „benachbarten“ Form *Rb. sansaniensis*. Die Autorin kann dieser Aussage nicht zustimmen, da diese beiden Formen nicht nur stratigraphisch und geographisch eine unterschiedliche Verbreitung zeigen, sondern auch in den morphologischen und metrischen Merkmalen deutlich differieren. Außerdem wird die Art *tagicus* nach neuesten Erkenntnissen den Aceratherinen (u.a. wegen der starken linguale Cingulum-Leiste an den oberen Prämolaren), die Art *sansaniensis* jedoch den Rhinocerotinen zugeordnet.

WANG (1928) äußert sich bezüglich stammesgeschichtlicher Beziehungen zu den Arten *germanicus* und *simorreensis*: Seiner Meinung nach sind die wichtigsten Arten der Gattung *Dicerorhinus* die Formen *germanicus* und *simorreensis*. Diese Ansicht kann die Autorin nicht teilen, da nach neuesten Erkenntnissen (vgl. 3.3.13) die Art *simorreensis* der Gattung *Alcornops* und somit den Aceratherinen zugeordnet werden kann. WANG erwähnt als Vorläufer der Art *tagicus* die Art *germanicus*; auch diese Ansicht kann die Autorin nicht vertreten, da *germanicus* aus dem Mittelmiozän bekannt ist und *tagicus* in MN 3 von Portugal auftritt.

Der von ROMAN & VIRET (1934, Taf. 9, Fig. 11) abgebildete linke obere weibliche Incisiv von *Ceratorhinus tagicus* aus La Romieu ähnelt metrisch und morphologisch sehr stark den

weiblichen oberen I<sup>1</sup> von *Prosantorhinus germanicus* aus Sandelzhausen. Die Autorin vermutet, daß der abgebildete Zahn von ROMAN & VIRET falsch bestimmt wurde und es sich um einen weiblichen I<sup>1</sup> der aus La Romieu (MN 4b) bekannten Art *Prosantorhinus douvillei* handelt. Ob weibliche obere I<sup>1</sup> von *douvillei* und *germanicus* so starke Ähnlichkeiten aufweisen, kann die Autorin nicht bestätigen, da ihr keine weiblichen I<sup>1</sup> von *douvillei* bekannt sind; da beide Arten zur gleichen Gattung gehören, wird dies jedoch vermutet.

Nach HEISSIG (1972: 69) läßt sich das Oberkiefergebiß des Holotyps von „*Dicerorhinus tagicus*“ sehr gut an *Prosantorhinus* anschließen. Laut HEISSIG hat der Holotyp denselben Typ der Außenwand und des Cingulums wie die Prämolaren und Molaren von *germanicus*. HEISSIG deutet – außer dem Auftreten einer Crista an den Prämolaren – alle diese Merkmale als primitiv und ordnet der Gattung *Prosantorhinus* zwei Stammlinien zu, deren eine die Arten *tagicus* und *germanicus*, die andere die Art *douvillei* umfaßt. HEISSIG weist jedoch auch daraufhin, daß sich die Ähnlichkeiten von *germanicus* nur auf den Holotyp von *tagicus* beziehen, von dem nur die oberen Backenzähne bekannt sind. HEISSIG (1972: 69): „Fast alle Formen anderer Lokalitäten, insbesondere älter als Burdigal, die zu dieser Art gestellt wurden, haben außer der geringen Größe keine gemeinsamen Merkmale. Meist handelt es sich um *Protaceratherium minutum* (CUVIER, 1822).“ – Die Autorin bestätigt, daß die von HEISSIG aufgezeigten Ähnlichkeiten des Holotyps von *tagicus* mit *Prosantorhinus germanicus* erkennbar sind, ist jedoch nicht der Meinung, daß die Art *tagicus* zur Gattung *Prosantorhinus* (bekannt in MN 3 – MN 7/8?) gestellt werden kann. Die Art *tagicus* ist deutlich kleiner als *germanicus*; letztere Art gehört zu den Teleoceratinen.

GINSBURG & TELLES-ANTUNES (1979) bezeichnen das kleine Nashorn aus der Fauna des unteren und mittleren Miozäns von Lissabon als *Prosantorhinus tagicus*. Nach Meinung der Autoren ist die im Mittelburdigal gut repräsentierte Form *Prosantorhinus douvillei* durch Evolution vor Ort aus *Prosantorhinus tagicus* hervorgegangen. Aus den schon zuvor genannten Gründen ist die Autorin nicht der Meinung, daß die Art *tagicus* zur Gattung *Prosantorhinus* gestellt werden kann.

GINSBURG, HUIN & LOCHER (1981) beschreiben die Gattung *Protaceratherium minutum* (CUVIER, 1822) aus dem Untermiozän von Beilleaux als ein *Aceratherium* von geringer Größe und stellen die Nashörner von Selles-sur-Cher, Budenheim, Ulm, Pechbonnieu und Laugnac zur selben Art. Die Autoren sind nicht der Meinung, daß die von ROMAN (1907) aufgezeigten Gemeinsamkeiten von „*Rb.*“ (*Ceratorhinus*) *tagicus* und „*Rb.*“ (*Ceratorhinus*) *sansaniensis* berechtigt sind. GINSBURG, HUIN & LOCHER bestätigen zwar, daß zwischen beiden Arten im Zahnbau ein paar Ähnlichkeiten allgemeiner Natur bestehen, daß diese Merkmale jedoch bei zahlreichen Nashorn-Gattungen – besonders bei Aceratherinen – auftreten.

Bezüglich der von GINSBURG, HUIN & LOCHER genannten Fundstellen von *Protaceratherium minutum* kann sich die Autorin nicht äußern, da sie keine Stücke dieser Lokalitäten gesehen hat. Sie ist jedoch der Meinung, daß sich „*Rb.*“ *tagicus* klar von „*Rb.*“ *sansaniensis* sowie vom rezenten Sumatra-

nashorn durch das Vorhandensein eines lingualen Cingulums unterscheidet, das *Lartetotherium sansanense* fehlt. Des Weiteren ist *sansanense* in MN 4 – MN 9 bekannt und kann deshalb nicht (wie von ROMAN 1907 vorgeschlagen) in Verbindung mit der kleinen Art *tagicus* gebracht werden. Laut GINSBURG, HUIN & LOCHER sind die Stücke aus Beilleaux deutlich getrennt von der Gattung *Prosantorhinus*. Diese Gattung, ebenfalls von kleiner Statur, ist nach Meinung der Autoren durch ihren Skelettbau leicht von *Protaceratherium* zu unterscheiden: *Prosantorhinus* ist näher mit *Brachypotherium* verwandt und der Astragalus ist quer-gestreckt, wohingegen der von *Protaceratherium* – wie der bei allen Aceratherinen – kürzer ausgebildet ist. Da sich die Autorin nicht mit dem postcranialen Skelett beschäftigt hat, kann die Aussage von GINSBURG, HUIN & LOCHER weder bestätigt noch abgewiesen werden.

Synonymie-Liste von *Protaceratherium tagicum* aus GINSBURG, HUIN & LOCHER (1981: 6):

- 1907 *Rhinoceros (Ceratorhinus ?) tagicus* nov.sp. – ROMAN: 42, Taf. 3, Fig. 1.  
 1912 *Ceratorhinus tagicus* ROMAN – ROMAN: 70.  
 1949 *Ceratorhinus tagicus* ROMAN – ZBYSZEWSKI: 7.  
 1960 *Dicerorhinus tagicus* (ROMAN) – ANTUNES: 258, Tafel.  
 1969 *Dicerorhinus tagicus* (ROMAN) – ANTUNES: Quadro I.  
 1971 *Dicerorhinus tagicus* (ROMAN) – ANTUNES: est. II.  
 1972 *Brachypodella tagica* (ROMAN) – HEISSIG: 69-70.  
 1973 *Dicerorhinus tagicus* ROMAN – ANTUNES et al.: 2313.  
 1979 *Prosantorhinus tagicus* (ROMAN); GINSBURG & ANTUNES: 493.

Die Typus-Stücke der Art von der Lokalität Hortas das Tripas, die von ROMAN untersucht wurden, sind nicht nur die einzigen aus dem Tejo-Becken, sondern auch die einzigen, die von der Art überhaupt bekannt sind. Tatsächlich gehören nach Meinung von GINSBURG, HUIN & LOCHER alle Stücke aus dem restlichen Europa, die von ROMAN *tagicus* zugeschrieben wurden, unzweifelhaft zu einer benachbarten Art: *Protaceratherium minutum*; die Gattung umfaßt nur diese beiden Arten.

ANTUNES & GINSBURG (1983) untersuchen nochmals das Typusmaterial von CUVIER und bestätigen die Diagnose ihrer Vorgänger. Nicht nur die Stücke aus Budenheim und Selles-sur-Cher werden von ANTUNES & GINSBURG *Protaceratherium* zugesprochen, sondern auch der von ROMAN (1912: Abb. 20) abgebildete Oberkiefer aus Ulm. *Protaceratherium minutum* ist nach Meinung der Autoren ein typischer Aceratherine: Die feinen verlängerten Nasalia, die langen schmalen Extremitäten und das Fehlen des vierten Fingers sprechen dafür. Laut HEISSIG (freundl. mündl. Mitt. 1998) spricht das Fehlen des vierten Fingers eher gegen eine Einordnung in die Aceratherinen; der vierte Finger kann, muß aber nicht fehlen.

ANTUNES & GINSBURG beschreiben die generellen Merkmale der oberen Prämolaren, die an beiden Arten sichtbar sind: P<sup>2</sup> und P<sup>3</sup> haben einen rechteckigen Umriß, ein linguales Cingulum ist vorhanden, Protoconus und Hypoconus sind gewöhnlich als Brücke verbunden, Vorhandensein einer Crista, die häufig mit dem Crochet verbunden ist, der Protoconus ist mehr entwickelt als der Hypoconus. Bei den oberen Molaren: Crochet lang und dünn an M<sup>1</sup> und M<sup>2</sup>, kürzer am M<sup>3</sup>. Nach Meinung der Autoren unterscheidet sich *Protaceratherium tagicum* von *Protaceratherium minutum* durch seine gewöhn-

lich kleinere Statur, seinen kürzeren P<sup>1</sup> und das Zurücktreten des lingualen Cingulums am Protoconus von P<sup>1</sup> und P<sup>4</sup> von *Protaceratherium minutum*. Des Weiteren behaupten ANTUNES & GINSBURG, daß *P. minutum* und die Stücke aus Lissabon allgemein eine Crista an den Prämolaren zeigen, und die Crista eine Element ist, das bei *Prosantorhinus* nicht existiert. Für die Stücke aus Sandelzhausen ist diese Behauptung falsch, da bei *Prosantorhinus germanicus* eine Crista vorhanden ist und am P<sup>1</sup> und P<sup>4</sup> häufiger auftritt als bei den Molaren; am P<sup>2</sup> und am P<sup>3</sup> fehlt sie dagegen immer.

Die Gattung *Protaceratherium* erscheint nach ANTUNES & GINSBURG (1983) mit *Protaceratherium minutum* zum ersten Mal an den Lokalitäten von Peehbonnieu und Cintegabelle und läßt sich nachweisen im Unter-Aquitain von Paulhiac, im Ober-Aquitain von Laugnac und im unteren und mittleren Burdigal (Artenay). *Protaceratherium tagicum* (ROMAN) aus dem Unter-Burdigal von Lissabon ist nach Meinung der Autoren eine Form, die sich von Anbeginn der ersten Protaceratherien vor Ort weiterentwickelt hat.

Abschließend kann gesagt werden, daß die Art *tagicus* anhand der diskutierten Punkte weder zu den Gattungen *Ceratorhinus*, *Dicerorhinus* noch *Prosantorhinus* (trotz Ähnlichkeit mit dem Holotyp) gestellt werden kann, sondern nach neuesten Erkenntnissen den Aceratherinen, d. h. der Gattung *Protaceratherium* zugeordnet wird. Wie schon von CERDEÑO (1996) erwähnt, stellt *Protaceratherium tagicum* ein Synonym zu *Protaceratherium minutum* dar. Zur zeitlichen und geographischen Verbreitung siehe ANTOINI & DURANTHON (1997).

#### Auswertung der Diagramme der Vergleichsfundstellen (Abb. 48-51)

M<sup>1</sup>/M<sup>2</sup>: Die Sandelzhausener M<sup>1</sup> und M<sup>2</sup>-Werte sind recht einheitlich, die einzelnen Zahnpositionen lassen sich anhand der Breitenwerte nicht unterscheiden, differieren aber in den Längenwerten. Die M<sup>2</sup> und noch deutlicher die M<sup>1</sup> der etwas älteren Fundstelle Baigneaux (*Prosantorhinus douvillei*) kommen den Sandelzhausener Werten am nächsten. Die M<sup>1</sup> und M<sup>2</sup> der etwas jüngeren Fundstelle Pontlevoy (*Prosantorhinus douvillei*) sind länger und breiter als die von Sandelzhausen. Deutlich unterschiedlich, d. h. nicht nur größer als die Sandelzhausener M<sup>1</sup> und M<sup>2</sup>, sondern auch als die der anderen Fundstellen, sind die Werte der mit Sandelzhausen etwa zeitgleichen Fundstelle Beaugency. Die M<sup>2</sup>-Werte der Typ-Lokalität Georgensgmünd sind deutlich von denen aus Sandelzhausen getrennt und reihen sich in die Werte von *douvillei* aus Pontlevoy und Beaugency ein; die M<sup>1</sup>-Werte aus Georgensgmünd gleichen den Sandelzhausener Werten, sind jedoch breiter als diese.

P<sup>4</sup>-P<sup>2</sup>: Bei den oberen Prämolaren ändern sich die Werte der Vergleichsfundstellen: die P<sup>4</sup>-P<sup>2</sup> aus Sandelzhausen besitzen sehr einheitliche Werte, die einzelnen Zahnpositionen lassen sich gut unterscheiden und die Werte der Fundstelle Baigneaux sind zwar etwas größer, liegen aber dennoch nahe bei denen von Sandelzhausen. Bei P<sup>4</sup>-P<sup>2</sup> zeigen jedoch nicht die Zähne aus Beaugency die größten Werte, sondern die Prämolaren aus Pontlevoy sind besonders bei P<sup>1</sup> und P<sup>2</sup> deutlich von den übrigen Werten getrennt. Die Werte der oberen

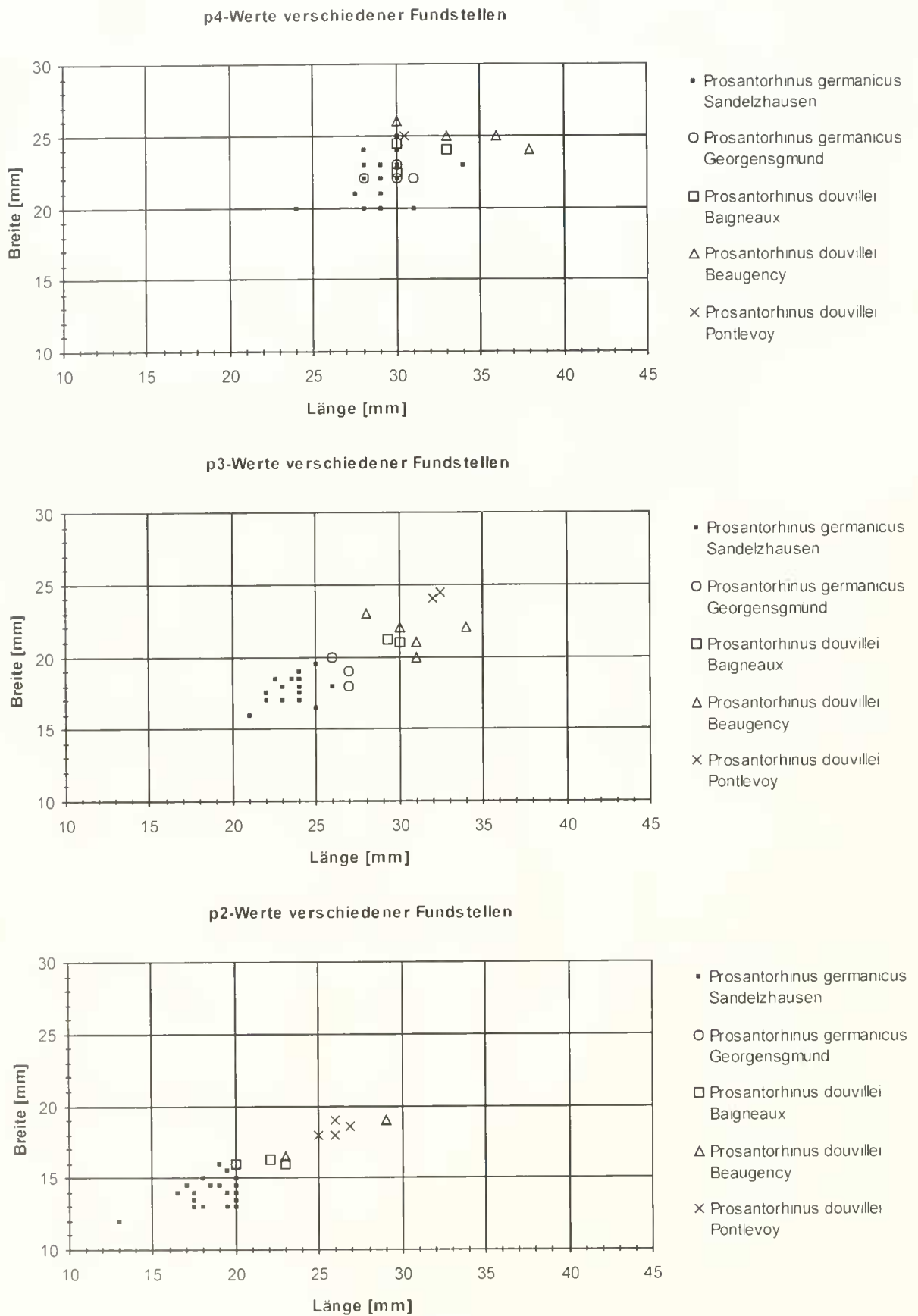


Abb. 51: Streudiagramme zu den metrischen Merkmalen bei  $P_4 - P_2$  von *Prosantorhinus germanicus* und *Prosantorhinus douvillei* verschiedener Fundstellen.

Pramolaren aus Georgensgmünd liegen nahe bei denen aus Baigneaux und Sandelzhausen.

$M_1$  -  $M_2$ : Die Beobachtungen an den oberen Backenzähnen lassen sich nicht auf die unteren projizieren. Offenbar sind bei den einzelnen Arten der verschiedenen Fundstellen zwischen oberen und unteren Zähnen innerartlich verschiedene Tendenzen festzustellen, d. h. sind z. B. die metrischen Werte der oberen Backenzähne aus Baigneaux eng mit denen von Sandelzhausen verknüpft, so liegen sie bei den unteren Backenzähnen weit außerhalb (besonders der  $M_3$  aus Baigneaux ist von allen Fundstellen der größte Zahn). Die  $M_3$ -Werte von Beaugency und Georgensgmünd liegen nahe bei denen von Sandelzhausen und Pontlevoy; die  $M_2$ -Werte unterscheiden sich wieder deutlich: Hier sind Georgensgmünd und Baigneaux eng mit Sandelzhausen verknüpft, Beaugency zeigt größere Werte und Pontlevoy liegt deutlich getrennt. Die  $M_2$ -Werte aus Sandelzhausen variieren stark in der Länge. Die  $M_1$ -Werte der verschiedenen Fundstellen liegen recht nahe zusammen, die Werte aus Sandelzhausen und Georgensgmünd sind jedoch die kleinsten.

$P_4$  -  $P_3$ : Bei den unteren Prämolaren zeigen sich wieder einheitlichere Werte: die einzelnen Zahnpositionen aus Sandelzhausen lassen sich gut unterscheiden, die Werte aus Baigneaux sind denen aus Sandelzhausen am nächsten. Bei  $P_4$  zeigt jedoch Beaugency die größten Werte, bei  $P_3$  Pontlevoy.

Insgesamt läßt sich kein Größentrend an den Zähnen der verschiedenen Fundstellen erkennen, zum einen, da von den Vergleichsfundstellen pro Zahnposition zu wenige Werte vorliegen und zum anderen, da die Variabilität eventuelle Tendenzen überlagert. Nur anhand dieser Werte kann keine klare Aussage getroffen werden; die Morphologie muß bei jeder Zahnposition mit berücksichtigt werden.

Je nach Zahnposition stammen die größten Werte einmal von der Fundstelle Pontlevoy (am jüngsten) oder von Beaugency (zeitgleich mit Sandelzhausen). Die Werte der Fundstelle Baigneaux (am ältesten) liegen denen von Sandelzhausen bei fast allen Diagrammen am nächsten. Bis auf die oberen  $M^1$  liegen die Zahnmaße aus Georgensgmünd im Wertebereich von Sandelzhausen, was bedeutet, daß es sich dort eindeutig um die Art *germanicus* handelt. Die Werte von Sandelzhausen sind auf fast allen Zahnpositionen die kleinsten, d. h. es kann davon ausgegangen werden, daß es sich bei *Prosantorhinus germanicus* aus Sandelzhausen um eine kleinere Lokalform handelt, die sich in den morphologischen Merkmalen so gut wie nicht, jedoch anhand der metrischen Merkmale von der französischen Art *douvilleri* unterscheiden läßt. Die größte Variabilität zeigen die hier nicht in Diagrammen aufgeführten oberen männlichen und weiblichen Incisiven von *Prosantorhinus germanicus* aus Sandelzhausen. Bei den Backenzähnen ist die Variabilität bei den oberen  $M^1$  und den unteren  $M_2$  am größten.

### 3.2 PLESIACERATHERIUM FAHLBUSCHI (HEISSIG, 1972)

#### 3.2.1 Allgemeiner Überblick zur Gattung *Plesiaceratherium* YOUNG, 1937

Unterfamilie: Aceratheriinae DOLLO, 1885.

Tribus: Aceratherini DOLLO, 1885.

Synonymie:

- 1937 *Plesiaceratherium* YOUNG: 215, 216, 218, Abb. 4(2-6), 5, 6.  
non 1937 *Plesiaceratherium* YOUNG: 215, Abb. 4(1).  
1955 *Dromoceratherium* CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS: 152, Taf. 2, Fig. 4-5, Taf. 3, Fig. 1-2; Taf. 4, Fig. 1.

Typusart: *Plesiaceratherium gracile* YOUNG, 1937.

Weitere Arten:

- Plesiaceratherium platyodon* (MERMIER, 1895)  
*Plesiaceratherium mirallesi* (CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS, 1955)  
? *Plesiaceratherium lumareense* (ANTUNES & GINSBURG, 1983)  
*Plesiaceratherium fahlbuschi* (HEISSIG, 1972)

Stratigraphische Verbreitung: oberes Orleanium bis unteres Astaracium (oberes Unter-Miozän bis unteres Mittel-Miozän) MN 4 - MN 6.

Geographische Verbreitung: Zentral- und Westeuropa (Deutschland, Frankreich, Spanien, Portugal); Asien (VR China).

Original-Diagnose: YOUNG 1937: 223.

Diagnose (Neufassung): DEFA 1983: 143.

Revidierte Diagnose: DEFA & HEISSIG 1986: 84.

Zahnformel:  $\frac{1?03}{1-2?03}$  (juvenil)  $\frac{1043}{1-2?043}$  (adult)

#### 3.2.2 Allgemeiner Überblick zur Art *Plesiaceratherium fahlbuschi*

Synonymie:

- ? 1934 *Aceratherium* aff. *platyodon* MERMIER - ROMAN & VIRET: 29ff., Taf. 8, Fig. 1, 2, 5, 6; Taf. 9, Fig. 1, 3, 7.  
non 1934 *Aceratherium* aff. *platyodon* MERMIER - ROMAN & VIRET, Taf. 8, Fig. 3, 4; Taf. 9, Fig. 3, 6.  
v\* 1972 *Aceratherium* (*Dromoceratherium*) *fahlbuschi* - HEISSIG: 59, Abb. 1, 2; Taf. 3.  
? 1980 *Aceratherium* sp. KALP - HEIZMANN, GINSBURG & BULOI: 4.  
? 1980 *Aceratherium* (*Dromoceratherium*) *fahlbuschi* HEISSIG - HEIZMANN, GINSBURG & BULOI: 6.  
1983 *Aceratherium fahlbuschi* (HEISSIG) - ANTUNES & GINSBURG: 29-30.  
v 1984 *Plesiaceratherium fahlbuschi* - HEISSIG: 64 ff., Abb. 140, 146, 147, 155, 156.  
v 1986 *Plesiaceratherium fahlbuschi* HEISSIG - DEFA & HEISSIG: 84ff., Abb. 1, 3b.  
1989 *Dromoaceratherium fahlbuschi* (HEISSIG) - PROTHERO & SCHUCH: 331.

Holotypus: Schadel (München, BSP 1959 II 400), HEISSIG (1972: 59, Abb. 1, 2; Taf. 3, Fig. 1).

Paratypen (alle München, BSP): Symphysenbruchstück mit beiden  $I_1$ , BSP 1959 II 403;  $P_1$  sin., BSP 1959 II 402, HEISSIG 1972: 82, Abb. 3; Untere Zahnreihe  $P_2 - M_2$  dex, BSP 1959 II 401, HEISSIG 1972: 82, Abb. 2.

Locus typicus: Sandelzhausen

Stratum typicum: OSM, „Ältere Serie“, MN 5

Stratigraphische Verbreitung: oberes Orlanium bis tiefes Astaracium (oberes Untermiozän bis Mittelmiozän) MN 5 - MN 6

Geographische Verbreitung: Zentral- und Westeuropa (Deutschland, Frankreich)

Original-Diagnose: HEISSIG (1972: 60).

Revidierte Diagnose: DEFA & HEISSIG (1986: 84).

### 3.2.3 Historischer Überblick zu

#### *Plesiaceratherium fablbuschi* (HEISSIG, 1972)

HEISSIG (1972) liefert eine erste grundlegende Beschreibung der Rhinocerotidae von Sandelzhausen und stellt für das dort vorkommende *Aceratherium* mit der Untergattung *Dromoceratherium* die Art *fablbuschi* auf. Er beschreibt den Holotypus und die Paratypen und vergleicht *fablbuschi* mit anderen Arten.

HEIZMANN, GINSBURG & BULOY (1980: 4) erwähnen in ihrer Faunenliste der Fundstelle Langenau 1 die Gattung *Aceratherium* sp.. Dieselben Autoren beschreiben in ihrer Veröffentlichung (1980: 6) auch die Fundstelle Bézian à la Romieu (Frankreich) und nennen in der Faunenliste die Art *Aceratherium* (*Dromoceratherium*) *fablbuschi*.

In ihrer Arbeit über die miozänen Rhinocerotiden von Lisabon vergleichen ANTUNIS & GINSBURG (1983: 29, 30) die dort auftretenden Arten *Aceratherium platyodon* und *Aceratherium lumarensense* mit der weiter entwickelten Form *Aceratherium fablbuschi*, bei der die oberen Prämolaren stärker molarisiert sind.

HEISSIG (1984) beschreibt im Rahmen seiner Veröffentlichung über die Nashornverwandten der OSM die Art *Plesiaceratherium fablbuschi* und bildet einige Zähne ab.

DEFA & HEISSIG (1986: 84 ff.) stellen Nachforschungen bezüglich des Typusmaterials von *Plesiaceratherium gracile* YOUNG in Peking an und gehen auch auf die Vergleichsarten, u. a. *Plesiaceratherium fablbuschi* ein, die ihrer Meinung nach am engsten mit der Typusart verwandt ist.

Im Rahmen ihres großen Werkes über die Evolution der Perissodactylen führen PROTHERO & SCHUCH (1989: 331) unter den miozänen europäischen Rhinocerotiden auch die Gattung *Dromoceratherium* mit den beiden Arten *mirallesi* und *fablbuschi* an; die verwandten Arten *platyodon* und *lumarensense* werden unter der Gattung *Aceratherium* eingruppiert.

In der Ausstellung „Miozäne Großsäugetiere“ 1996 im Naturkundemuseum in Stuttgart wird das *Aceratherium* von Langenau als *Plesiaceratherium* sp. genannt. Um welche Art

es sich genau handelt, ist noch nicht geklärt, da das Material aus Langenau bisher unbearbeitet und unveröffentlicht ist; das Vorkommen von *Plesiaceratherium fablbuschi* wäre denkbar.

### 3.2.4 Obere Molaren

Materialliste der 65 oberen Molaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

14	M'	BSP 1959 II 3627, 3632, 3634-3637, 3640-3643, 3648-3650, 4392
22	M'	BSP 1959 II 3625, 3626, 3628-3631, 3633, 3638, 3639, 3644-3658, 4360 (fragm.)
8	M'	BSP 1959 II 3503, 3511-3513, 3515, 3516, 3518, 3523
6	M'	BSP 1959 II 3508-3510, 3514, 3517, 4377 (fragm.)
10	M'	BSP 1959 II 3519-3521, 3524, 3525, 3527, 3528, 3530, 3534, 3566
5	M'	BSP 1959 II 3522, 3526, 3531-3533 (fragm.)

### Morphologische Merkmale und Variabilität am M' (Abb. 52, Tab. 50-55)

Der hinterste obere Molar (Taf. 8, Abb. 1) ist bei *Plesiaceratherium fablbuschi* im Vergleich zu *Prosantorhinus germanicus* deutlich größer. Die Höhe der frischen Zähne beider Gattungen ist vergleichbar, die Länge ist bei *Plesiaceratherium fablbuschi* jedoch größer.

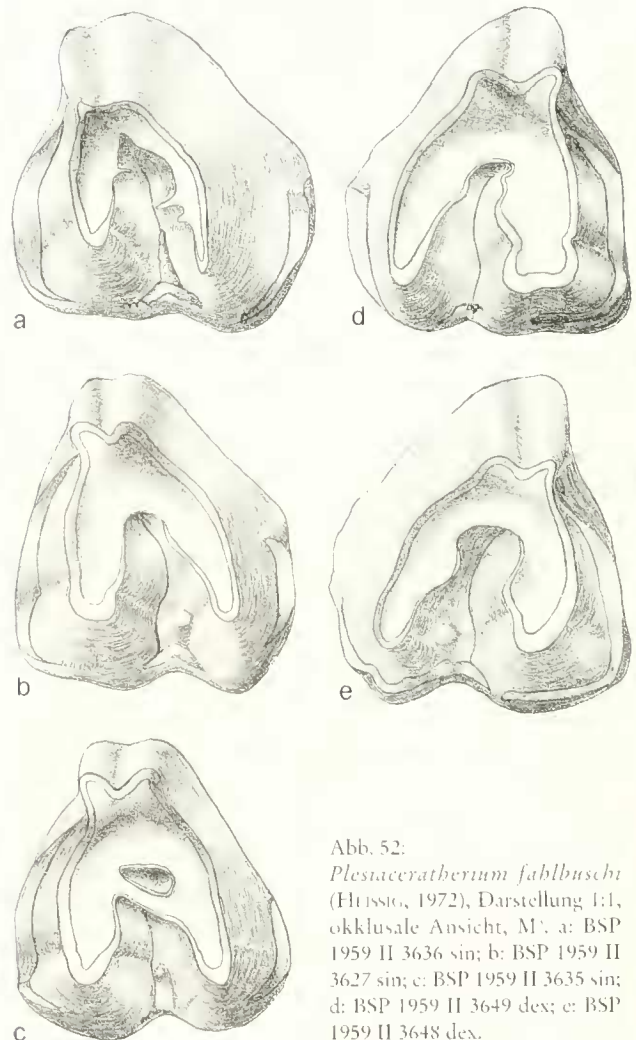




Abb. 52:  
*Plesiaceratherium fablbuschi*  
(HEISSIG, 1972), Darstellung 1:1,  
okklusale Ansicht, M': a: BSP  
1959 II 3636 sin; b: BSP 1959 II  
3627 sin; c: BSP 1959 II 3635 sin;  
d: BSP 1959 II 3649 dex; e: BSP  
1959 II 3648 dex.

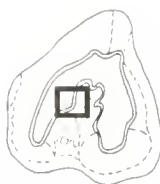
Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{v}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{v}}$ [mm]	$V_{\bar{v}}$ [%]
M <sup>3</sup> b1	16	39.0	43.0	4.0	41,4	6,3	15,2	1,57	3,8
M <sup>3</sup> b2	15	40.0	47,5	7,5	44,8	7,8	17,4	2,01	4,5
M <sup>3</sup> l	18	35.0	42.0	7.0	38.5	5.1	13.1	1,19	3,1


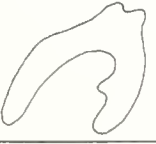

Tab. 50: Statistische Kenngrößen zur vorderen Breite (b1), Diagonalbreite (b2) und Länge (l) des letzten oberen Molaren M<sup>3</sup> von *Plestaceratherium fablbuschi*.

Merkmals- ausprägung	Schema	K	M <sup>3</sup>
A		13	$p_o=96\%$ <b>81%</b> $p_u=54\%$
B		3	$p_o=46\%$ <b>19%</b> $p_u=4\%$
		n=16	

Tab. 51: Merkmalskomplex: Crochet am oberen Molar M<sup>3</sup> von *Plestaceratherium fablbuschi*.

- A Das Crochet ist als einfacher Sporn ausgebildet.  
B Das Crochet ist als mehrfacher Sporn ausgebildet.





Merkmals- ausprägung	Schema	K	M <sup>3</sup>
A		13	$p_o=84\%$ <b>65%</b> $p_u=41\%$
B		4	$p_o=44\%$ <b>20%</b> $p_u=6\%$
C		3	$p_o=37\%$ <b>15%</b> $p_u=3\%$
		n=20	

Tab. 52: Merkmalskomplex: Crochetgegenfalte am oberen Molar M<sup>3</sup> von *Plestaceratherium fablbuschi*.

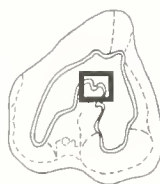
- A Eine Crochetgegenfalte ist nicht ausgebildet.  
B Eine Crochetgegenfalte ist ausgebildet.  
C Crochetgegenfalte und Crochet sind als Brücke verschmolzen.






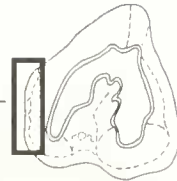
Merkmals- ausprägung	Schema	K	M <sup>3</sup>
A		18	$p_o=97\%$ <b>86%</b> $p_u=62\%$
B		3	$p_o=37\%$ <b>14%</b> $p_u=3\%$
		n=21	

Tab. 53: Merkmalskomplex: Crista am oberen Molar M<sup>3</sup> von *Plestaceratherium fablbuschi*.

- A Eine Crista ist nicht ausgebildet.  
B Eine Crista ist ausgebildet.






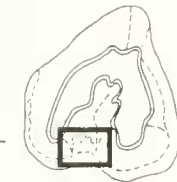
Merkmalsausprägung	Schema	K	M <sup>3</sup>
A		1	p <sub>o</sub> =22% 4% p <sub>u</sub> =1%
B		22	p <sub>o</sub> =98% 92% p <sub>u</sub> =73%
C		1	p <sub>o</sub> =22% 4% p <sub>u</sub> =1%
		n=24	



Tab. 54: Merkmalskomplex: posteriores Cingulum am oberen Molar M<sup>3</sup> von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

- A Das posteriore Cingulum ist als Knoten auf der postero-lingualen Zahnsseite ausgebildet.
- B Das posteriore Cingulum erstreckt sich nur auf ca. 1/3 der posterioren Zahnseite und ist als starker, postero-lingualer Saum ausgebildet, der in einem starken Knoten endet.
- C Das posteriore Cingulum ist als zarter Saum nahe der Schmelzbasis ausgebildet.

Merkmalsausprägung	Schema	K	M <sup>3</sup>
A		7	p <sub>o</sub> =49% 28% p <sub>u</sub> =12%
B		12	p <sub>o</sub> =68% 48% p <sub>u</sub> =28%
C		6	p <sub>o</sub> =45% 24% p <sub>u</sub> =9%
		n=25	



Tab. 55: Merkmalskomplex: linguales Cingulum am oberen Molar M<sup>3</sup> von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

- A Es ist ein selbständiger Schmelzknoten oder Zapfen zwischen Protoconus und Hypoconus im Ausgang des Medisinus ausgebildet.
- B Es ist ein selbständiger Schmelzknoten oder Zapfen zwischen Protoconus und Hypoconus unabhängig vom Innencingulum im Ausgang des Medisinus ausgebildet, sowie nur ein kurzer Cingulum-Riegel im Ausgang des Medisinus, der nicht in das posteriore und anteriore Cingulum übergeht.
- C Es ist ein selbständiger Schmelzknoten oder Zapfen zwischen Protoconus und Hypoconus unabhängig vom Innencingulum im Ausgang des Medisinus ausgebildet, sowie ein linguales Cingulum, das als starker Saum etwas oberhalb der Basis an der ganzen Lingualseite verläuft und ununterbrochen in das posteriore und anteriore Cingulum übergeht.

Parastyl, Paraconus und Parastylfurche sind asymmetrisch nach vorn geneigt. Die zwischen Parastyl und Paraconus an der Externseite liegende Parastylfurche ist unterschiedlich ausgeprägt: bei allen Zähnen ist sie direkt an und etwas oberhalb der Schmelzbasis als Furche noch nicht erkennbar; sie bildet sich als Furche ca. 1 cm oberhalb der Basis heraus und zieht entweder breit, weit und U-förmig-gerundet in Richtung Kaufläche oder ist im mittleren Teil der Externseite V-förmig, tief und markant. Sie endet immer in halber Höhe des Zahnes, um dort weit und U-förmig auszulaufen. Bei keinem Zahn zieht sie von basal bis okklusal als durchgehend tiefe und markante Furche. Fast immer sind Parastyl und Paraconus gleich stark ausgebildet, selten tritt der Paraconus deutlich stärker hervor. Der Paraconus ist manchmal etwas breiter gerundet und endet bei frischen Zähnen okklusal immer breit gerundet, wohingegen das Parastyl okklusal zugespitzt ausläuft. Der nur aus Paraconus, Parastyl und Parastylfurche bestehende Ectoloph verschmilzt direkt mit dem Metaloph, der die hintere Seite des Zahnes bildet.

Bei den meisten Zähnen ist ein Mesostyl nicht erkennbar; manchmal tritt es in der oberen Hälfte des Zahnes nahe der Okklusallfläche als schwacher, sehr flacher und breit-gerundeter Wulst in Erscheinung. Nur ein Zahn zeigt nahe der Kaufläche einen deutlichen, breit-gerundeten Wulst, der auch vom Paraconus durch eine markante, U-förmig und breit-gerundete Eindellung bzw. Furche – besonders nahe der Kaufläche – getrennt ist.

Die Metaconusrippe ist bei den meisten Zähnen als ganz schwache, aber ertastbare, gleichbleibend schmale Leiste erkennbar, die an dem nach okklusal ausgezogenen Zapfen, d. h. am labialen Ende des hinteren Cingulums, ansetzt und meist etwas schräg nach labial geneigt bis zur Kaufläche zieht; die Metaconusrippe fehlt aber auch bei einigen Zähnen.

Die Postfossette ist am letzten Molaren nie ausgebildet; der Hinterrand der Postfossette bleibt jedoch als postero-linguale Cingulum-Leiste erhalten. Diese ist bei *Plesiaceratherium fahlbuschi* besonders stark und markant ausgebildet; bei den



meisten Zähnen erstreckt sich das posteriore Cingulum von lingual bis etwa auf  $\frac{1}{3}$  der posterioren Zahnseite und ist als markanter Saum ungefähr 0,5 cm oberhalb der Basis ausgebildet, der in einem starken Knoten endet. Manchmal zieht das Cingulum labial von diesem Knoten noch ein Stück als deutlicher Saum etwas oberhalb der Basis weiter. Gelegentlich beginnt das posteriore Cingulum auch nicht direkt lingual, sondern erst posterior, ist somit kürzer und endet früher im posterioren Cingulum-Knoten. Bei einem Zahn ist nur ein Knoten als posteriores Cingulum ausgebildet. Bei einigen Zähnen gehen posteriores und linguales Cingulum direkt ineinander über, meist sind jedoch beide Leisten an der Basis des Hypoconus unterbrochen.

Ein linguales Cingulum ist immer vorhanden, jedoch unterschiedlich ausgeprägt: bei den meisten Zähnen ist ein selbstständiger Schmelzknoten oder Zapfen (unabhängig vom Innencingulum) zwischen Protoconus und Hypoconus kombiniert mit einem nur kurzen lingualem Cingulum-Riegel im Ausgang des Medisinus ausgebildet, der nicht in das posteriore und anteriore Cingulum übergeht. Bei einigen  $M^1$  ist das linguale Cingulum nur als Riegel zwischen Protoconus und Hypoconus im Ausgang des Medisinus ohne eigenständige Zapfenbildung vorhanden. Seltener tritt die Kombination eines selbstständigen Zapfens zwischen Protoconus und Hypoconus und einer starken lingualem Cingulum-Leiste auf, die etwas oberhalb der Basis entlang der ganzen Lingualseite verläuft und ununterbrochen in das posteriore und anteriore Cingulum übergeht. Der Medisinus ist nur einmal sanft geschwungen, d. h. er biegt um das Crochet herum und endet am eigenständigen Zapfen zwischen Protoconus und Hypoconus. Sofern dieser Zapfen fehlt, endet der Medisinus, der nicht sehr tief und markant ausgeprägt ist, im lingualem Cingulum.

Das anteriore Cingulum ist immer als leicht geschwungener, von lingual nach labial schwach aufsteigender kräftiger Saum, ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, doch besonders im anterioren Bereich nahe des Parastyls durch die Druckspur des Nachbarzahnes abgenutzt. Der kräftige anteriore Cingulum-Saum greift meist noch etwas auf die Lingualseite über und zieht teilweise bis zur Hälfte um den Protoconus herum; die anteriore Cingulum-Leiste ist jedoch nie mit der lingualem verbunden.

Protoloph: Von der Basis bis etwa zur Hälfte der Höhe wird der Protoconus durch zwei markante Furchen, vordere und hintere Protoconusfurchen, stark geschnürt, so daß er dadurch anterior und posterior stark gerundet und lingual länglich ausgezogen und abgeplattet erscheint. Diese Ausbildung des Protoconus unterscheidet sich von der ebenfalls stark geschnürten, aber rundlicheren und nicht so stark länglich ausgezogenen bei *Prosantorhinus germanicus*. Vordere und hintere Protoconusfurchen sind meist gleich stark und markant ausgebildet und besonders die vordere Protoconusfurchen zieht fast bis zur Kaufläche. Bei einigen Zähnen ist die hintere Protoconusfurchen basal breit gerundet und U-förmig und zieht nur bis zur halben Höhe des Zahnes.

Durch die Schnürung der hinteren Protoconusfurchen baucht sich das Anterocrochet breit gerundet in den Medisinus. Die vordere Protoconusfurchen endet im anterioren Cingulum, die

hintere an dem eigenständigen Zapfen im Medisinus oder im lingualem Cingulum. Gelegentlich tritt in der Mitte des lingualem breit ausgelängten Protoconus eine breit U-förmige Furchen auf, die oberhalb des antero-lingualem Cingulums ansetzt und ein Stück Richtung Kaufläche verläuft. Eine hintere Hypoconusfurchen ist am  $M^1$  nie, eine vordere meist nur als schwache, kurze, U-förmige Rinne direkt an der Basis des Hypoconus ausgebildet.

Sekundärelemente: Ein Crochet ist an allen Zähnen vorhanden und springt als einfacher Sporn in den Medisinus vor; ganz selten ist das Crochet als mehrfacher Sporn ausgebildet. Die Crochetgegenfalte fehlt meist und tritt nur gelegentlich als kleiner kurzer Sporn auf; ganz selten ist sie mit dem Crochet als Brücke verschmolzen. Eine Crista ist bei der Mehrzahl der Zähne nicht ausgebildet und tritt nur selten als kleiner kurzer Sporn hervor, der nie mit dem Crochet verbunden ist.

#### Morphologische Merkmale und Variabilität der oberen Molaren ( $M^1$ , $M^2$ ) von *Plesiaceratherium fablbuschi* (Abb. 53-57, Tab. 56-62)

Gemeinsamkeiten: Der Paraconus läuft okklusal breit gerundet aus, das Parastyl endet zugespitzt. Parastyl, Paraconus und Parastylfurchen sind manchmal etwas asymmetrisch nach vorn gedreht. Das Mesostyl ist bei allen Zähnen basal nicht erkennbar; zur Kaufläche hin bildet es sich als flacher, breitgerundeter Wulst heraus; selten fehlt es ganz. Eine Metaconusrippe ist bei den meisten Zähnen nicht vorhanden; sofern sie jedoch auftritt, ist sie nur bei frischen Zähnen etwas unterhalb der Kaufläche als ganz schwacher Wulst ertastbar.

Das labiale Cingulum ist bei fast allen  $M^2$  und  $M^1$  als zarter Saum nur im postero-labialen Bereich nahe der Schmelzbasis ausgebildet; nur bei wenigen  $M^2$  verläuft es etwas oberhalb der Basis entlang der gesamten Außenseite. Die Postfossette ist okklusal dreieckig, basal schlitzförmig und tief. Das posteriore Cingulum ist immer als starke, gewellte Leiste 1 cm oberhalb der Basis, vorwiegend im Bereich der Postfossette, ausgebildet, aber in deren Mitte basalwärts eingekerbt. Selten verläuft das posteriore Cingulum als durchgehende Leiste, die mit dem labialen und lingualem Cingulum verbunden ist.

Die Querjoche Metaloph und Protoloph liegen parallel und sind nur schwach schräggestellt. Am kürzeren und schmaleren Metaloph ist eine hintere Hypoconusfurchen nie, eine vordere nur ganz schwach an der Basis – meist nur als flache, breite Eindellung – erkennbar. Der Protoloph ist etwas länger und deutlich breiter mit zwei Protoconusfurchen, die zwar immer ausgebildet sind, aber nicht immer tief und markant hervortreten. Bei einigen Zähnen sind sie flach, weit und U-förmig, manchmal fehlen sie an der Basis sowie an der Kaufläche und bilden sich nur in mittlerer Zahnhöhe tief und V-förmig heraus. Die hintere Protoconusfurchen ist meist tief und markant (sie endet im Medisinus), die vordere nur schwach und flach (sie endet im anterioren Cingulum).

Das Anterocrochet baucht sich stark, aber abgeplattet in den Medisinus aus; dieser ist nur einmal im Bereich des Crochets stark geknickt, verläuft V-förmig, aber nicht sehr tief, wird nach lingual breiter und endet im lingualem Cingulum. Das anteriore Cingulum ist immer als leicht geschwungener, von

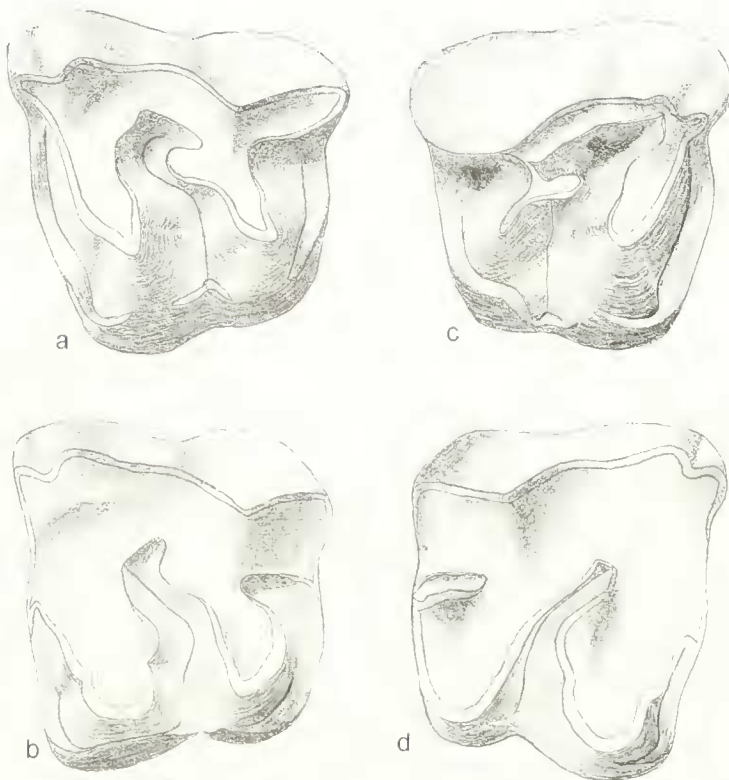


Abb. 53: *Plesiacratherium fablbuschi* (Hlissig, 1972), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, M<sup>2</sup>: a: BSP 1959 II 3516 sin; b: BSP 1959 II 3515 sin; c: BSP 1959 II 3518 dex; d: BSP 1959 II 3511 dex.

lingual nach labial schwach aufsteigender kräftiger Saum, ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, doch besonders im anterioren Bereich des Parastyls durch die Druckusur des Nachbarzahnes abgenutzt. Der kräftige anteriore Cingulum-Saum greift meist noch etwas auf die Lingualseite über und zieht teilweise bis zur Hälfte um den Protoconus herum.

Sekundärelemente: Crochetgegenfalte und Crista sind nie vorhanden, das Crochet springt als einfacher, schmaler und kurzer Sporn in den Mediusinus vor.

Unterschiede: Der zweite obere Backenzahn (Taf. 8, Fig. 1) ist ungefähr so lang wie breit und zeigt somit einen mehr oder weniger quadratischen Umriß. Bei frischen Zähnen steht der weit ausladende Ectoloph an der posterioren und anterioren Zahnseite über, so daß der Zahn einen trapezfö-

migen Umriß erhält. Wie bei *Prosantorbinus germanicus* ist auch der erste obere Molar (Taf. 8, Fig. 1) bei *Plesiacratherium fablbuschi* kleiner und kürzer als der nachfolgende M<sup>2</sup>; sonst sind sich M<sup>1</sup> und M<sup>2</sup> morphologisch sehr ähnlich. Parastyl und Paraconus sind am M<sup>2</sup> meist gleich stark und hoch in mittlerer Zahnhöhe entwickelt. An der Schmelzbasis ist das Parastyl jedoch eher als Wulst erkennbar; der Paraconus bildet sich erst ca. 1 cm oberhalb der Basis als solcher heraus.

M<sup>2</sup>: Paraconus und Parastyl sind direkt an der Schmelzbasis noch nicht als Wülste erkennbar, sondern bilden sich als solche erst etwas oberhalb der Basis heraus, jedoch schwächer als bei M<sup>1</sup>. Der Paraconus ist breit-gerundet, außen abgeplattet und manchmal nur undeutlich nach posterior begrenzt. Das Parastyl ist schmaler, läuft okkusal zugespitzt aus im Gegensatz zum Paraconus, der okkusal breit gerundet endet.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{v}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{v}}$ [mm]	$V_{\bar{v}}$ [%]
M <sup>1</sup>	10	36,0	44,0	8,0	40,3	9,5	23,7	3,01	7,5
M <sup>2</sup>	9	37,0	45,0	8,0	42,5	10,9	25,6	3,62	8,5

Tab. 56: Statistische Kenngrößen zur Länge der oberen Molaren (M<sup>1</sup>, M<sup>2</sup>) von *Plesiacratherium fablbuschi*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{v}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{v}}$ [mm]	$V_{\bar{v}}$ [%]
M <sup>1</sup>	10	41,0	44,0	3,0	42,7	9,9	23,2	3,12	7,3
M <sup>2</sup>	8	43,0	47,5	4,5	45,8	12,7	27,7	4,48	9,8

Tab. 57: Statistische Kenngrößen zur Breite der oberen Molaren (M<sup>1</sup>, M<sup>2</sup>) von *Plesiacratherium fablbuschi*.

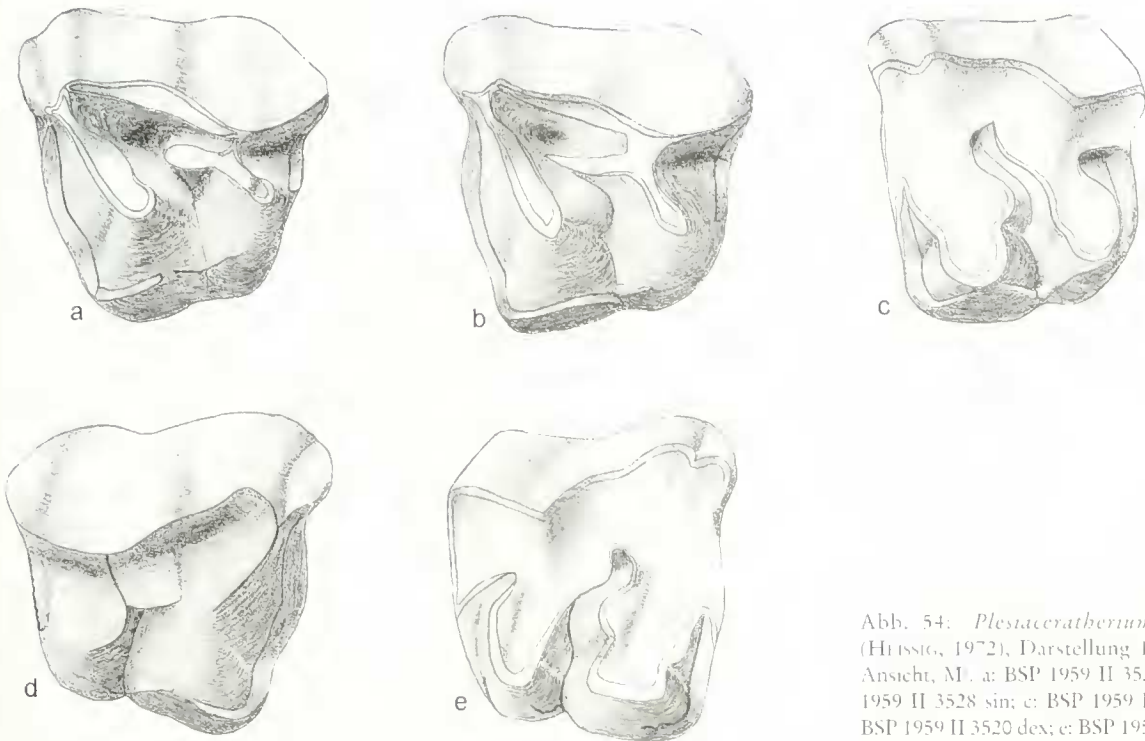





Abb. 54: *Plesiacraterium jablbuschi* (Hilssig, 1972), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, M<sup>1</sup>: a: BSP 1959 II 3525 sin; b: BSP 1959 II 3528 sin; c: BSP 1959 II 3566 sin; d: BSP 1959 II 3520 dex; e: BSP 1959 II 3521 dex.

Die Parastylfurche ist am M<sup>2</sup> wie beim M<sup>1</sup> direkt an der Basis als solche noch nicht erkennbar. Sie verläuft bei allen Zähnen ca. 1 cm oberhalb der Basis meist als U-förmige nicht sehr tiefe Furche bis etwa 1 cm unterhalb der Kaufläche, wo sie breit gerundet ausläuft; bei einigen Zähnen ist sie auch V-förmig und tief ausgebildet. Der Ectoloph ist am M<sup>2</sup> lang und wuch-



tig und fällt insgesamt nach postero-lingual ab; er ist im Bereich des Metaconus leicht geknickt, so daß das Metastyl leicht flügelartig umgeklappt ist. Am M<sup>1</sup> ist die Außenwand – wenn überhaupt – im Bereich des Metaconus nur schwach geknickt, so daß das Metastyl etwas nach labial ausgerichtet ist. Diese Knickung ist jedoch deutlich schwächer als bei M<sup>2</sup>. Am M<sup>2</sup>

Merkmalsausprägung	Schema	M <sup>1</sup>		M <sup>2</sup>	
		K		K	
A		1	p <sub>0</sub> =34% 7% p <sub>1</sub> =0%	1	p <sub>0</sub> =45% 16,5% p <sub>1</sub> =1%
B		10	p <sub>0</sub> =92% 71,5% p <sub>1</sub> =42%	4	p <sub>0</sub> =94% 67% p <sub>1</sub> =26%
C		3	p <sub>0</sub> =51% 21,5% p <sub>1</sub> =4%	1	p <sub>0</sub> =57% 16,5% p <sub>1</sub> =2%
		n=14		n=6	

Tab. 58: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den oberen Molaren M<sup>1</sup> und M<sup>2</sup> von *Plesiacraterium jablbuschi*.

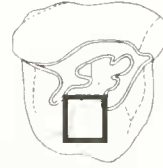
- A Das linguale Cingulum ist als Riegel etwas oberhalb der Basis zwischen Protoconus und Hypoconus am Ausgang des Medisinus ausgebildet.
- B Das linguale Cingulum ist als Riegel und als Saum etwas oberhalb der Basis zwischen Protoconus und Hypoconus ausgebildet, aber etwas oberhalb der Basis von Protoconus und Hypoconus unterbrochen.
- C Das linguale Cingulum ist etwas oberhalb der Basis von Protoconus und Hypoconus als durchgehender Saum ausgebildet.

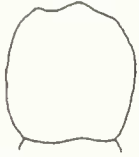
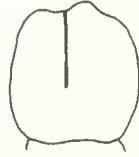


Merkmalsausprägung	Schema	M <sup>1</sup>		M <sup>2</sup>	
		K		K	
A		1	p <sub>o</sub> =38% 8% p <sub>u</sub> =1%	9	p <sub>o</sub> =99% 90% p <sub>u</sub> =55%
B		11	p <sub>o</sub> =100% 92% p <sub>u</sub> =60%	1	p <sub>o</sub> =45% 10% p <sub>u</sub> =1%
		n=12		n=10	

Tab. 59: Merkmalskomplex: Lingualer Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus an den oberen Molaren M<sup>1</sup> und M<sup>2</sup> von *Plestacatherium fahlbuschi*.

- A Der linguale Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus ist U-förmig und weit.
- B Der linguale Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus ist V-förmig und eng.

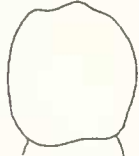
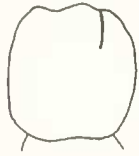


Merkmalsausprägung	Schema	M <sup>1</sup>		M <sup>2</sup>	
		K		K	
A		1	p <sub>o</sub> =47% 11% p <sub>u</sub> =1%	0	p <sub>o</sub> =35% 0% p <sub>u</sub> =0%
B		8	p <sub>o</sub> =99% 89% p <sub>u</sub> =50%	9	p <sub>o</sub> =100% 100% p <sub>u</sub> =65%
		n=9		n=9	

Tab. 60: Merkmalskomplex: Mesostyl an den oberen Molaren M<sup>1</sup> und M<sup>2</sup> von *Plestacatherium fahlbuschi*.

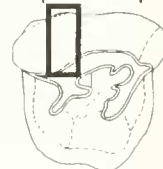
- A Das Mesostyl fehlt.
- B Das Mesostyl ist als flacher, schmaler Wulst ausgebildet und verläuft nur von der Kaufläche bis zur Hälfte der Außenwand des Zahnes, nicht bis zur Basis.


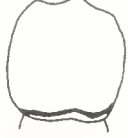


Merkmalsausprägung	Schema	M <sup>1</sup>		M <sup>2</sup>	
		K		K	
A		8	p <sub>o</sub> =99% 89% p <sub>u</sub> =50%	9	p <sub>o</sub> =99% 90% p <sub>u</sub> =55%
B		1	p <sub>o</sub> =47% 11% p <sub>u</sub> =1%	1	p <sub>o</sub> =45% 10% p <sub>u</sub> =1%
		n=9		n=10	

Tab. 61: Merkmalskomplex: Metaconusrippe an den oberen Molaren M<sup>1</sup> und M<sup>2</sup> von *Plestacatherium fahlbuschi*.

- A Die Metaconusrippe fehlt.
- B Die Metaconusrippe ist auf der Labialseite nahe der Kaufläche als schwacher Wulst ausgebildet.



Merkmalsausprägung	Schema	M <sup>1</sup>		M <sup>2</sup>	
		K		K	
A		9	$p_o=100\%$ <b>100%</b> $p_u=65\%$	9	$p_o=99\%$ <b>90%</b> $p_u=55\%$
B		0	$p_o=35\%$ <b>0%</b> $p_u=0\%$	1	$p_o=45\%$ <b>10%</b> $p_u=1\%$
		n=9		n=10	

Tab. 62: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den oberen Molaren M<sup>1</sup> und M<sup>2</sup> von *Plestiaceratherium fablbuschi*.

- A Das labiale Cingulum ist als zarter Saum nur im postero-labialen Bereich etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.
- B Das labiale Cingulum ist als zarter Saum etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.

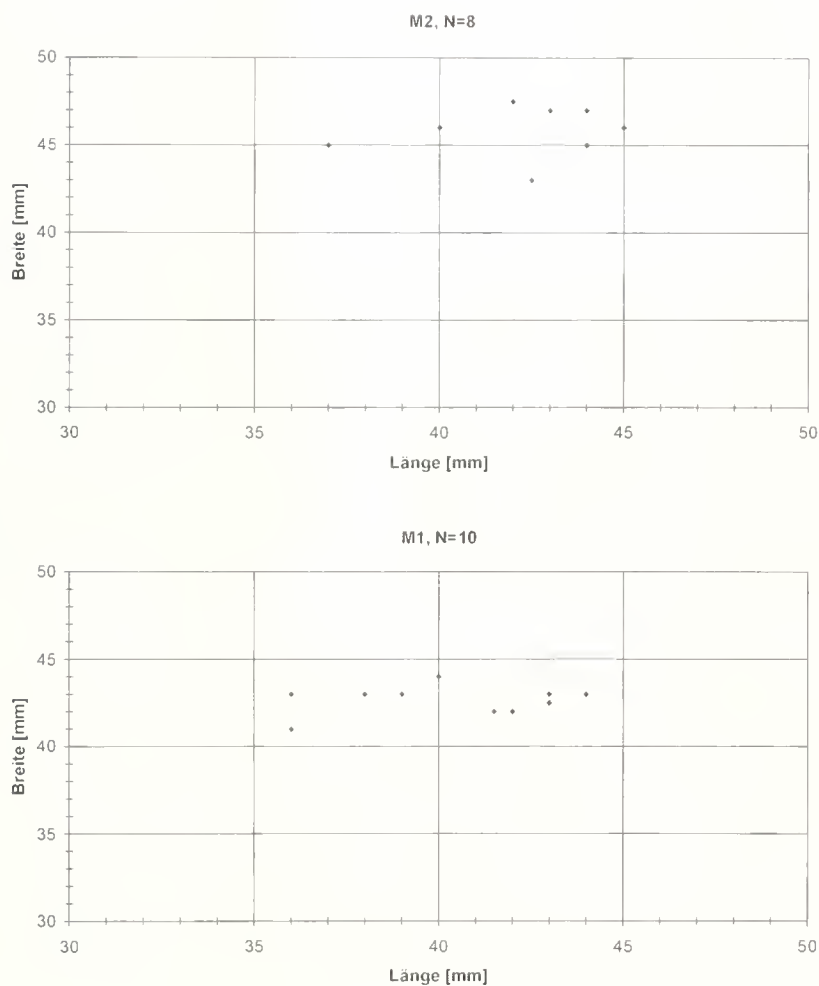


Abb. 55: Streudiagramme zur Breite und Länge der oberen Molaren M<sup>1</sup> und M<sup>2</sup> von *Plestiaceratherium fablbuschi*. Die M<sup>2</sup> sind etwas länger als die M<sup>1</sup>; die Werte beider Zähne streuen stärker in der Länge und nur geringfügig in der Breite.

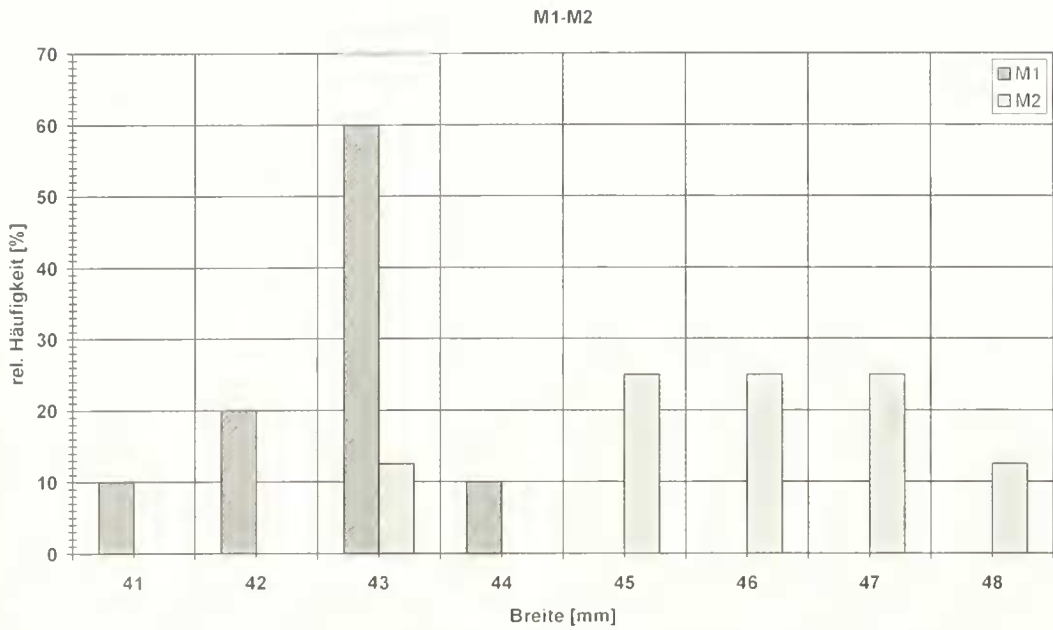


Abb. 56: Häufigkeitsverteilung zur Breite der oberen Molaren  $M^1$  und  $M^2$  von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

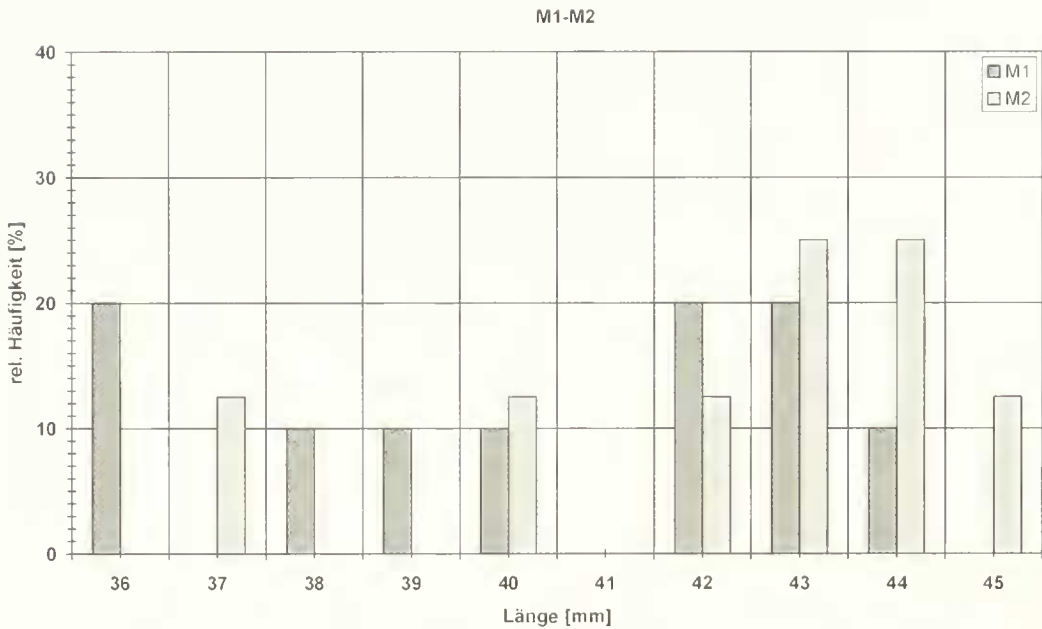


Abb. 57: Häufigkeitsverteilung zur Länge der oberen Molaren  $M^1$  und  $M^2$  von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

tritt der Protoconus durch die Schnürung nicht besonders hervor; basal ist er breit gerundet, aber nicht so länglich ausgezogen wie bei  $M^1$ .

Das linguale Cingulum ist am  $M^2$  als Riegel im Ausgang des Medisinus ausgebildet, der als Saum etwas oberhalb der Basis zwischen Protoconus und Hypoconus weiterzieht und nicht mit dem posterioren und anterioren Cingulum verbunden ist. Nur bei einem  $M^2$  ist lediglich ein Riegel im Ausgang des Medisinus entwickelt. Ebenso selten ist ein durchgängiges, ununterbrochenes linguales Cingulum, das direkt in das posteriore und anteriore Cingulum übergeht. Der linguale

Bereich zwischen Protoconus und Hypoconus ist weit und U-förmig.

Im Gegensatz zum  $M^2$  ist der Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus bei  $M^1$  immer eng und V-förmig, d. h. es bleibt kein Raum für die eventuelle Bildung eines Zapfens. Das linguale Cingulum ist bei den meisten  $M^1$  als Riegel etwas oberhalb der Basis zwischen Protoconus und Hypoconus am Ausgang des Medisinus ausgebildet und läuft als Saum noch ein Stück an Protoconus und Hypoconus weiter; nur bei wenigen Zähnen geht das linguale Cingulum ununterbrochen in das anteriore und/oder posteriore Cingulum über.

## 3.2.5 Obere Prämolaren

Materialliste der 142 oberen Prämolaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

21	P <sup>4</sup>	BSP 1959 II 3296, 3535, 3537-3539, 3542, 3546, 3551-3553, 3556-3558, 3560, 3561, 3563-3565, 3571, 3573, 4391
11	P <sup>3</sup>	BSP 1959 II 3543, 3547-3550, 3555, 3559, 3562, 3570, 4346, 4407 (fragm.)
12	P <sup>2</sup>	BSP 1959 II 3305, 3306, 3309, 3315, 3323, 3324, 3327, 3330, 3332, 3554, 3568
36	P	BSP 1959 II 3294, 3295, 3304, 3307, 3310-3312, 3316, 3320-3322, 3328, 3329, 3334, 3335, 3337-3339, 3342-3347, 3505, 3536, 3540, 3541, 3567, 3572, 3574, 3661, 3664, 4356, 4394, 4409 (fragm.)
19	P <sup>2</sup>	BSP 1959 II 3267, 3271-3278, 3279, 3281, 3282, 3286, 3288, 3291, 3319, 3506, 4347, 4373
13	P <sup>2</sup>	BSP 1959 II 3266, 3268, 3270, 3280, 3283-3285, 3287, 3289, 3290, 3292, 3293, 4410 (fragm.)
22	P <sup>1</sup>	BSP 1959 II 3167-3172, 3176-3179, 3182-3184, 3186, 3189-3192, 3251, 3318, 4383, 4413
8	P <sup>1</sup>	BSP 1959 II 3174, 3175, 3185, 3187, 3188, 3193, 3252, 3253 (fragm.)

Morphologische Merkmale und Variabilität an P<sup>4</sup> und P<sup>3</sup>  
(Abb. 58-60)

Gemeinsamkeiten: Der Ectoloph ist gerade, d. h. nicht im Bereich des Metaconus geknickt und insgesamt nur leicht nach lingual geneigt. Parastyl und Paraconus sind als Wülste erst ca. 1 cm oberhalb der Basis erkennbar, aber viel schwächer als bei den Molaren ausgebildet. Der Paraconus ist ein

schwacher und flacher breit-gerundeter Wulst, der sich ca. 1 cm oberhalb der Basis herausbildet, okklusal rundlich ausläuft und nach hinten nur undeutlich begrenzt ist. Das Parastyl bildet sich schon von der Schmelzbasis an als markanter, höher gerundeter Wulst heraus, der okklusal zugespitzt ausläuft. Die Parastylfurche beginnt ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis und verläuft meist flach, weit und U-förmig, selten V-förmig, aber nicht tief. Da der Paraconus etwas nach posterior geneigt ist, ist die Parastylfurche keilförmig und weitet sich nach okklusal. Das Mesostyl ist nur nahe der Kaufläche noch als ganz flacher, schwacher und breit-gerundeter Wulst erkennbar; die Metaconusrippe fehlt meist oder ist gelegentlich noch als ganz schwache Erhebung nahe der Kaufläche ertastbar.

Bei fast allen Zähnen ist das labiale Cingulum nur als schwacher Saum an der Basis des Metastyls ausgebildet, manchmal fehlt es ganz. Das posteriore Cingulum ist immer als starke Leiste vorhanden, liegt leicht gewellt hoch über der Basis und geht ohne Unterbrechung in die starke linguale Cingulum-Leiste über. Im Bereich der Postfossette ist das posteriore Cingulum basalwärts eingekerbt und durch die Druckusur des Nachbarzahnes besonders stark beansprucht. Die Querjoche liegen parallel und sind nur schwach schräggestellt. Das linguale Cingulum ist immer als starke und markante Leiste ausgebildet, die hoch über der Basis liegt und ohne Unterbrechung in das gleichstarke anteriore und posteriore Cingulum übergeht. Wie bei P<sup>4</sup> ist das linguale Cingulum im Ausgang des Medisinus gelegentlich basalwärts eingekerbt, selten zapfenartig nach okklusal gezogen. Das anteriore Cingulum ist ebenfalls immer als starke und markante Leiste vorhanden,

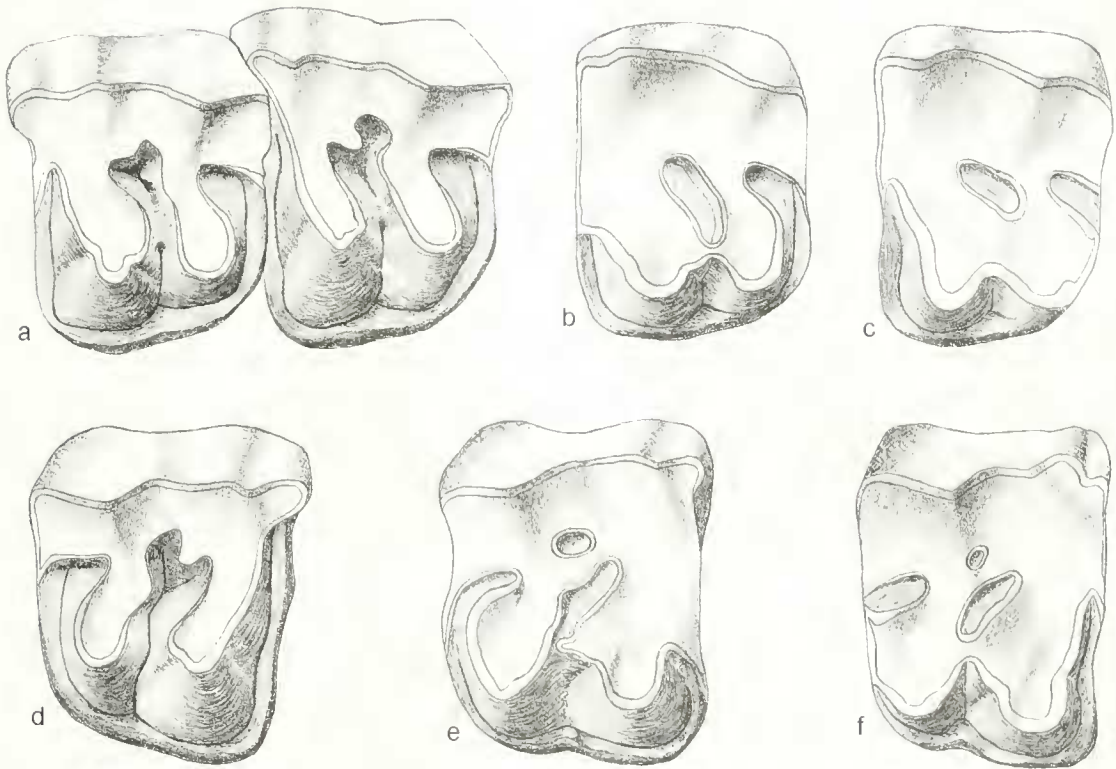


Abb. 58: *Pleistacceratherium fabilbuschi* (Hristic, 1972), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht. a: P<sup>4</sup> sin, BSP 1959 II 3306, P<sup>3</sup> sin, BSP 1959 II 3556 (zusammengehörig); b: P<sup>3</sup> sin, BSP 1959 II 3563; c: P<sup>4</sup> sin, BSP 1959 II 3565; d: P<sup>4</sup> dex, BSP 1959 II 3551; e: P<sup>3</sup> dex, BSP 1959 II 3542; f: P<sup>4</sup> dex, BSP 1959 II 3538.

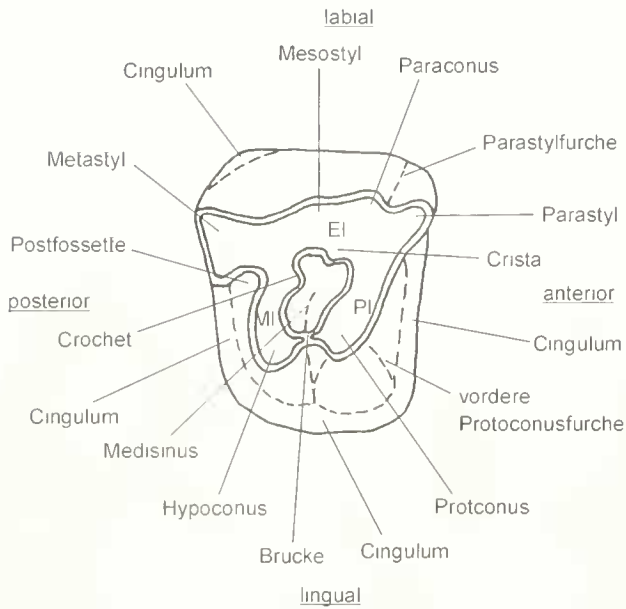


Abb. 59: Terminologie für den oberen Prämolaren P<sup>1</sup> dex von *Plesiacraterium fahlbuschi* (okklusale Ansicht); EI = Ectoloph, MI = Metaloph, Pl = Protoloph.

die etwa 1 cm oberhalb der Basis leicht gewellt verläuft und ohne Unterbrechung in das linguale Cingulum übergeht. Im Bereich des Parastyls ist das anteriore Cingulum meist durch die Druckkurve des Nachbarzahnes besonders stark abgenutzt.

Unterschiede: Der P<sup>1</sup> (Taf. 8, Fig. 1) ist der größte Prämolare im Oberkiefer; er ist breiter als lang und hat somit einen rechteckigen Umriss. Der P<sup>2</sup> (Taf. 8, Fig. 1) ist deutlich kleiner als der P<sup>1</sup> und hat ebenfalls einen rechteckigen Umriss. Die Postfossette ist am P<sup>1</sup> wie bei den Molaren tief und schlitzförmig. Am P<sup>2</sup> ist die Postfossette auch basal tief und schlitzförmig, aber nach lingual weiter geöffnet als bei P<sup>1</sup>. Eine hintere Hypoconusfurcha ist am P<sup>1</sup> nie, eine vordere nur ganz selten und dann auch nur als ganz schwache Eindellung ausgebildet; am P<sup>2</sup> treten keine Hypoconusfurchen auf. Die Protoconusfurchen sind am P<sup>1</sup> immer vorhanden und reichen meist von basal bis zur Hälfte der Höhe. Die hintere Protoconusfurcha ist tief und markant, die vordere flach und schwach. Durch die Schnürung springt das Antecrochet stark ausgebaucht in den Medisinus vor, der Protoconus ist lingual abgeflacht sowie anterior und posterior stark gerundet. Der Protoconus ist jedoch lingual nicht so länglich ausgezogen wie bei den Molaren.

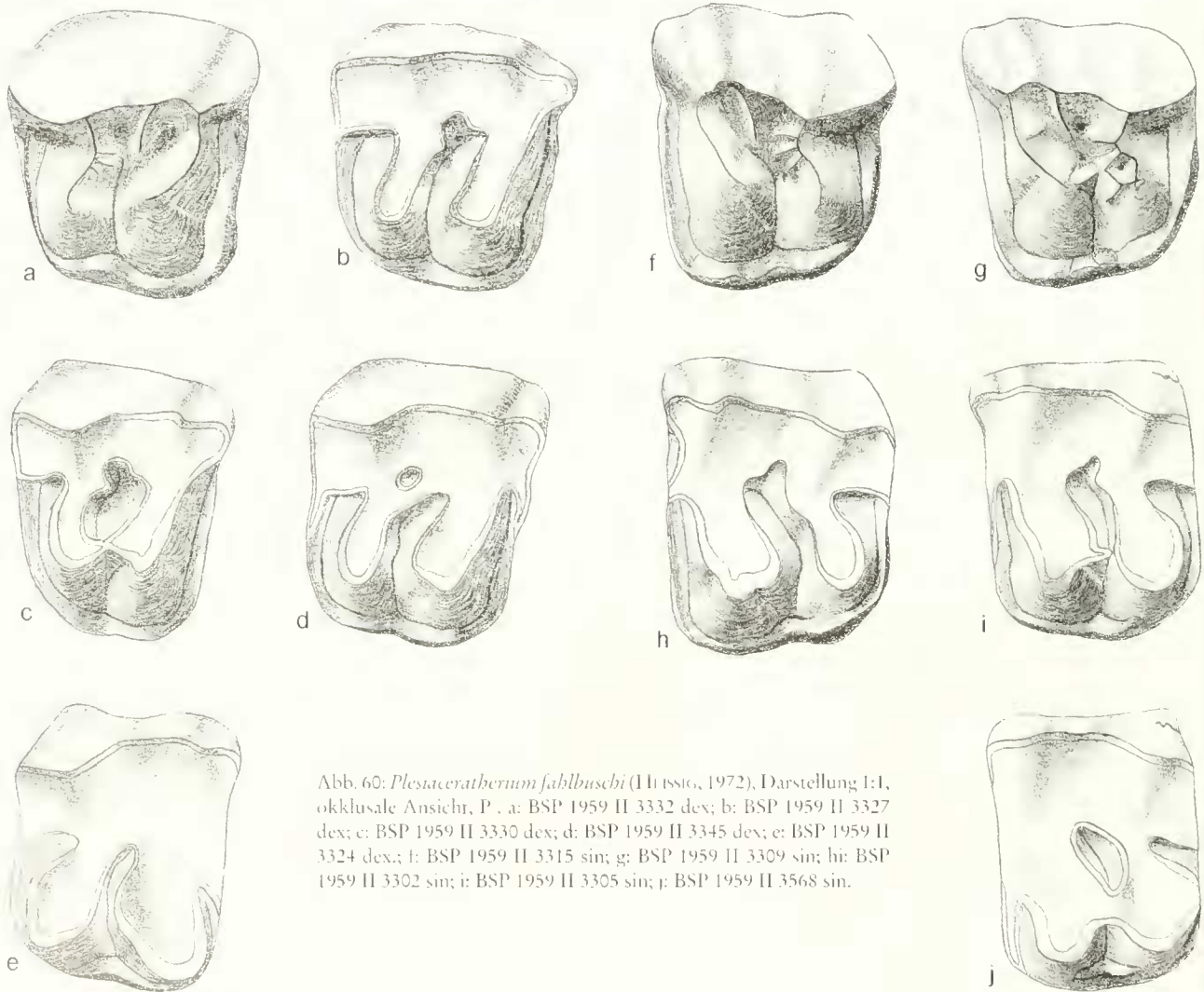


Abb. 60: *Plesiacraterium fahlbuschi* (Husio, 1972), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, P. a: BSP 1959 II 3332 dex; b: BSP 1959 II 3327 dex; c: BSP 1959 II 3330 dex; d: BSP 1959 II 3345 dex; e: BSP 1959 II 3324 dex; f: BSP 1959 II 3315 sin; g: BSP 1959 II 3309 sin; h: BSP 1959 II 3302 sin; i: BSP 1959 II 3305 sin; j: BSP 1959 II 3568 sin.



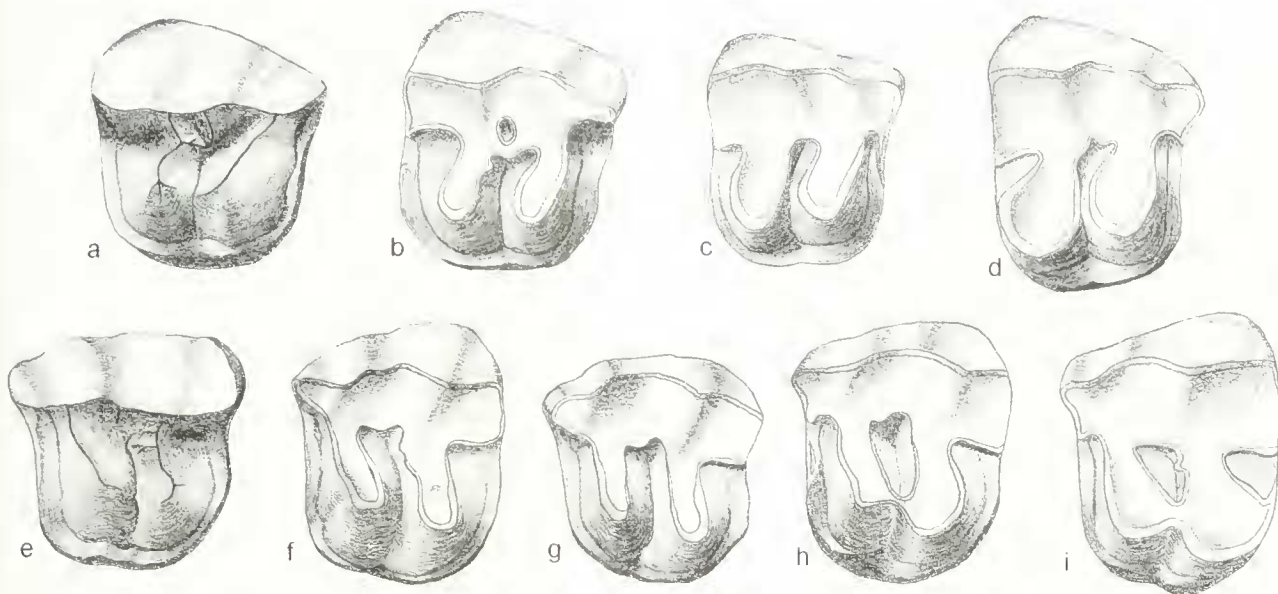


Abb. 61: *Pleistacatherium jablbuschi* (Husio, 1972), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, P<sup>2</sup>: a: BSP 1959 II 3286 dex; b: BSP 1959 II 3281 dex; c: BSP 1959 II 3282 dex; d: BSP 1959 II 3279 dex; e: BSP 1959 II 3278 sin; f: BSP 1959 II 3274 sin; g: BSP 1959 II 3276 sin; h: BSP 1959 II 3267 sin; i: BSP 1959 II 3273 sin.

Bei etwas weniger als der Hälfte der P<sup>2</sup> ist das Anterochet mit dem antero-lingualen Bereich des Hypoconus als Brücke verbunden. Bei frischen Zähnen lehnen sich beide Elemente aneinander, bei stark abgekauten Zähnen sind sie völlig verschmolzen. Die Mehrzahl der P<sup>2</sup> zeigt jedoch keine Brückenbildung. Der Medisinus ist am P<sup>2</sup> variabel gestaltet: bei der Bildung einer Brücke wird er verschlossen und verläuft nur im inneren Teil tief und V-förmig; ist keine Brücke vorhanden, ist er tief und markant ausgebildet und endet im lingualen Cingulum.

Die Ausbildung der Protoconusfurchen am P<sup>2</sup> ist recht variabel: sie sind zwar beide immer vorhanden, die hintere ist jedoch meist V-förmig und markanter als die vordere und kann nur an der Basis ausgebildet sein oder auch bis zur Kaufläche hochziehen. Die vordere Protoconusfurchung ist ganz schwach und flach und bei einigen Zähnen nur basal noch zu ertasten. Bei P<sup>2</sup> liegt der Medisinus im zentralen Zahnteil tief, verläuft im Bereich zwischen Protoconus und Hypoconus höher und endet im lingualen Cingulum; ist lingual eine Brücke vorhanden, wird der Medisinus ganz geschlossen. Durch die schwache Schnürung treten Anterochet und Protoconus am P<sup>2</sup> okklusal nicht besonders hervor. Das Anterochet baucht sich breit-gerundet in den Medisinus vor, der Protoconus ist lingual gerundet, weder abgeplattet noch länglich ausgezogen. Bei 50% der P<sup>2</sup> ist das Anterochet mit dem anterioren Bereich des Hypoconus verschmolzen; diese Verschmelzung ist dann auch bei ganz frischen Zähnen deutlich sichtbar. Bei einem frischen P<sup>2</sup> kommt es im lingualen Bereich des Metalophs zur Bildung eines Trichters mit Knotenbildungen (Abb. 60g)

Sekundärelemente am P<sup>2</sup>: Das Crochet fehlt bei den meisten Zähnen, kommt aber auch als einfacher Sporn vor, der dann häufig mit der Crista als Brücke verschmolzen ist, wobei es zur Bildung einer kleinen Medifossette kommt. Eine Crista ist nur selten vorhanden und dann meist mit dem

Crochet verschmolzen; nur bei zwei Zähnen ragt sie als markanter, isolierter, gerundeter Sporn in den Medisinus vor. Die Crochetgegenfalte ist nie ausgebildet.

Sekundärelemente am P<sup>3</sup>: Das Crochet ist meist schmal, kurz und als einfacher Sporn ausgebildet, kann aber auch ganz fehlen. Selten ist es mehrfach gefaltet und nur bei wenigen Zähnen verschmilzt es mit der Crista, so daß es zur Bildung einer kleinen, runden Medifossette kommt. Eine Crista ist fast immer vorhanden: bei frischen Zähnen als langer, schmaler Sporn, bei abgekauten Zähnen kurz und abgerundet. Die Crochetgegenfalte fehlt immer.

#### Morphologische Merkmale und Variabilität am P<sup>2</sup> (Abb. 61)

Am zweiten oberen Prämolaren (Abb. 61; Taf. 8, Fig. 1) ist der Ectoloph deutlich konvex und nach lingual geneigt. Die Außenwand ist bei frischen Zähnen postero-labial im Bereich des Metaconus am höchsten und fällt zum Parastyl hin ab. Parastyl und Paraconus sind weit auseinandergerückt, d. h. der Paraconus ist weiter zur Mitte der Externseite verschoben. Der Paraconus ist zwar noch als flacher und breit-gerundeter Wulst erkennbar, aber deutlich schwächer als bei P<sup>3</sup>. Bei einigen Zähnen ist er schon direkt an der Schmelzbasis ausgebildet, manchmal setzt er auch erst auf halber Höhe des Zahnes an, zieht aber immer bis zur Kaufläche. Das Parastyl ist von der Basis bis zur Kaufläche immer als schmaler, aber hochgerundeter Wulst erkennbar, der okklusal zugespitzt ausläuft. Die Parastylfurchung ist als solche nicht mehr vorhanden, da der Bereich zwischen Parastyl und Paraconus flach und weit ist, manchmal auch keilförmig von basal bis okklusal, da der Paraconus nach hinten geneigt sein kann. Das Mesostyl fehlt immer, die Metaconusrippe ist gelegentlich noch als ganz schwacher, flacher Wulst nahe der Kaufläche ertastbar, ist aber bei den meisten Zähnen nicht mehr vorhanden.

Das labiale Cingulum ist fast immer als schwache Leiste im postero-labialen Bereich ausgebildet, setzt etwas oberhalb der Schmelzbasis an und zieht ein Stück nach okklusal; selten ist es als schwacher Saum postero-labial und antero-labial etwas oberhalb der Basis entwickelt. Die Postfossette ist klein und trichterförmig, nicht sehr tief und nach lingual weit geöffnet.

Das posteriore Cingulum ist wie bei den anderen Prämolaren als kräftige Leiste hoch über der Schmelzbasis entwickelt und im Bereich der Postfossette basalwärts eingekerbt. Das posteriore Cingulum geht ohne Unterbrechung in die linguale Cingulum-Leiste über. Der Medisinus ist kurz, d. h. nur in der Zahnmitte tief und trichterförmig ausgebildet und endet bereits dort, wo sich die Innenhöcker Protoconus und Hypoconus basal berühren und den Medisinus somit abschließen.

Das linguale Cingulum liegt sehr viel tiefer als das posteriore, d. h. das posteriore Cingulum biegt um den Hypoconus herum und fällt dabei steil ab. Das linguale Cingulum ist bei den meisten Zähnen zwischen Hypoconus und Protoconus basalwärts eingekerbt, selten zapfenartig nach okklusal ausgezogen. Die Querjoche liegen parallel und sind gleich lang. Bei frischen Zähnen ist der Metaloph s-förmig gebogen mit einem kurzen zusätzlichen Kämmchen, das nach anterior umgebo-

gen ist. Bei frischen Zähnen ist der Protoloph nur mit einer ganz schmalen Verbindung am Ectoloph angewachsen.

Das anteriore Cingulum ist immer als starke Leiste ausgebildet, die von lingual nach labial wellenförmig aufsteigt und am Parastyl endet. Im Bereich des Parastyls ist das anteriore Cingulum durch die Druckusur des Nachbarzahnes besonders abgenutzt. Linguales und anteriores Cingulum gehen ohne Unterbrechung ineinander über.

Bei den meisten Zähnen sind weder Hypoconus- noch Protoconusfurchen vorhanden; selten sind im Bereich der Protoconusfurchen noch schwache Eindellungen erkennbar. Nur ein P<sup>2</sup> zeigt eine markante vordere und hintere Protoconusfurchen; das Anterocrochet ist als Ausbauchung in den Medisinus nicht vorhanden.

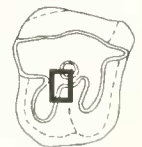
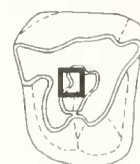
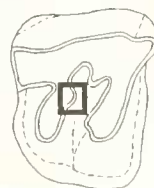
Sekundärelemente: Bei den meisten Zähnen ragen Crochet und Crista als lange schmale Sporne in den Medisinus vor; oft sind sie auch bei frischen Zähnen schon als Brücke verschmolzen, wobei es zur Bildung einer Medifossette kommt. Sofern Crochet und Crista nicht verschmolzen sind, ragen sie als kurze einfache Sporne in den Medisinus vor, selten ist das Crochet als mehrfacher Sporn ausgebildet und selten fehlt das Crochet gänzlich. Eine Crochetgegenfalte ist nie vorhanden.




Variabilität morphologischer Merkmale der oberen Prämolaren (P<sup>1</sup>-P<sup>2</sup>) von *Plesiaceratherium fahlbuschi* (Tab. 63-68)

Merkmalsausprägung	Schema	P <sup>1</sup>		P <sup>2</sup>		P <sup>3</sup>		P <sup>4</sup>	
		K		K		K		K	
A		13	p <sub>o</sub> =68% 48% p <sub>u</sub> =28%	9	p <sub>o</sub> =48% 29% p <sub>u</sub> =14%	2	p <sub>o</sub> =47% 16,5% p <sub>u</sub> =2%	n=27	
B		6	p <sub>o</sub> =42% 22% p <sub>u</sub> =8%	17	p <sub>o</sub> =72% 55% p <sub>u</sub> =35%	3	p <sub>o</sub> =58% 25% p <sub>u</sub> =6%	n=31	
C		0	p <sub>o</sub> =13% 0% p <sub>u</sub> =0%	3	p <sub>o</sub> =26% 10% p <sub>u</sub> =2%	2	p <sub>o</sub> =47% 16,5% p <sub>u</sub> =2%	n=12	
D		8	p <sub>o</sub> =47% 30% p <sub>u</sub> =13%	2	p <sub>o</sub> =22% 6% p <sub>u</sub> =1%	5	p <sub>o</sub> =72% 42% p <sub>u</sub> =15%		

Tab. 63: Merkmalskomplex: Crochet an den oberen Prämolaren P<sup>2-4</sup> von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

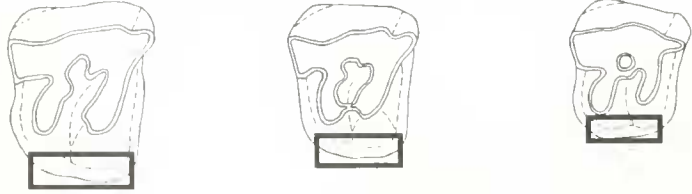
- A Das Crochet fehlt.  
 B Das Crochet ist als einfacher Sporn ausgebildet.  
 C Das Crochet ist als mehrfacher Sporn ausgebildet.  
 D Crochet und Crista sind als Brücke mit einander verschmolzen.

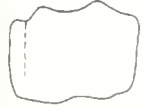

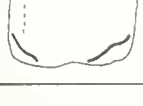


Merkmalsausprägung	Schema	P <sup>4</sup>		P <sup>3</sup>		P <sup>2</sup>	
		K		K		K	
A		2	p <sub>o</sub> =22% 7% p <sub>u</sub> =1%	4	p <sub>o</sub> =19% 11% p <sub>u</sub> =2%	0	p <sub>o</sub> =12% 0% p <sub>u</sub> =0%
B		27	p <sub>o</sub> =98% 93% p <sub>u</sub> =77%	32	p <sub>o</sub> =93% 84% p <sub>u</sub> =67%	8	p <sub>o</sub> =66% 42% p <sub>u</sub> =22%
C		0	p <sub>o</sub> =12% 0% p <sub>u</sub> =0%	2	p <sub>o</sub> =17% 5% p <sub>u</sub> =0%	11	p <sub>o</sub> =77% 58% p <sub>u</sub> =32%
		n=29		n=38		n=19	

Tab. 64: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den oberen Prämolaren P<sup>2-4</sup> von *Plestaceratherium fahlbuschi*.

- A Das linguale Cingulum ist als Zapfen und als kurzer Saum zwischen Hypoconus und Protoconus am Ausgang des Medisinus ausgebildet.
- B Das linguale Cingulum ist als durchgehender Saum ca. 1 cm oberhalb der Basis ausgebildet und geht ohne Unterbrechung in das anteriore und posteriore Cingulum über.
- C Das linguale Cingulum ist als durchgehender Saum ca. 1 cm oberhalb der Basis ausgebildet und im Bereich zwischen Protoconus und Hypoconus basalwärts gebogen; der Saum geht ohne Unterbrechung in das anteriore und posteriore Cingulum über.



Merkmalsausprägung	Schema	P <sup>4</sup>		P <sup>3</sup>		P <sup>2</sup>	
		K		K		K	
A		17	p <sub>o</sub> =82% 65% p <sub>u</sub> =43%	0	p <sub>o</sub> =18% 0% p <sub>u</sub> =0%	0	p <sub>o</sub> =23% 0% p <sub>u</sub> =0%
B		9	p <sub>o</sub> =55% 35% p <sub>u</sub> =17%	19	p <sub>o</sub> =100% 100% p <sub>u</sub> =82%	14	p <sub>o</sub> =100% 93% p <sub>u</sub> =68%
C		0	p <sub>o</sub> =14% 0% p <sub>u</sub> =0%	0	p <sub>o</sub> =18% 0% p <sub>u</sub> =0%	1	p <sub>o</sub> =31% 7% p <sub>u</sub> =0%
		n=26		n=19		n=15	

Tab. 65: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den oberen Prämolaren P<sup>2-4</sup> von *Plestaceratherium fahlbuschi*.

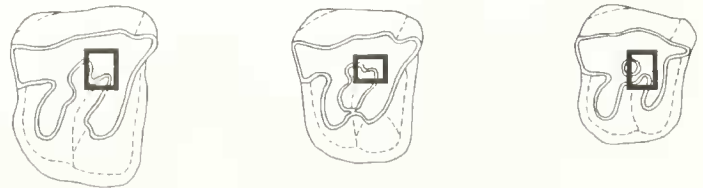
- A Ein labiales Cingulum fehlt.
- B Das labiale Cingulum ist als schwacher Saum nur an der Basis des Metastyls ausgebildet.
- C Das labiale Cingulum ist als schwacher Saum an der Basis von Metastyl und Parastyl ausgebildet, dazwischen fehlt es.



Merkmalsausprägung	Schema	P <sup>4</sup>		P <sup>3</sup>		P <sup>2</sup>	
		K		K		K	
A		13	p <sub>o</sub> =84% 65% p <sub>u</sub> =41%	8	p <sub>o</sub> =55% 33% p <sub>u</sub> =15%	5	p <sub>o</sub> =64% 36% p <sub>u</sub> =12%
B		7	p <sub>o</sub> =58% 35% p <sub>u</sub> =16%	16	p <sub>o</sub> =83% 67% p <sub>u</sub> =44%	9	p <sub>o</sub> =85% 64% p <sub>u</sub> =35%
		n=20		n=24		n=14	

Tab. 66: Merkmalskomplex: Crista an den oberen Prämolaren P<sup>2-4</sup> von *Plestacatherium fablbuschi*.

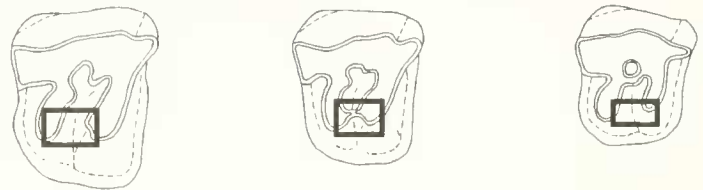
- A Eine Crista ist nicht ausgebildet.
- B Eine Crista ist ausgebildet.



Merkmalsausprägung	Schema	P <sup>4</sup>		P <sup>3</sup>		P <sup>2</sup>	
		K		K		K	
A		17	p <sub>o</sub> =71% 53% p <sub>u</sub> =34%	22	p <sub>o</sub> =65% 50% p <sub>u</sub> =34%	16	p <sub>o</sub> =93% 80% p <sub>u</sub> =56%
B		15	p <sub>o</sub> =65% 47% p <sub>u</sub> =28%	22	p <sub>o</sub> =65% 50% p <sub>u</sub> =34%	4	p <sub>o</sub> =44% 20% p <sub>u</sub> =6%
		n=32		n=44		n=20	

Tab. 67: Merkmalskomplex: linguale Brücke an den oberen Prämolaren P<sup>2-4</sup> von *Plestacatherium fablbuschi*.

- A Der postero-linguale Bereich des Protoconus und der antero-linguale Bereich des Hypoconus sind nicht als Brücke verschmolzen.
- B Der postero-linguale Bereich des Protoconus und der antero-linguale Bereich des Hypoconus sind als Brücke verschmolzen.



Zahnposition	Anzahl Zähne	Wertebereich [mm]	Durchschnittswert [mm]
P <sup>4</sup>	12	10-13	11,2
P <sup>3</sup>	23	10-13	11
P <sup>2</sup>	15	7,5-10,5	8,9

Tab. 68: Höhe des Innencingulums der oberen Prämolaren von *Plestacatherium fablbuschi* gemessen in mm von der kleinen nach basal ausgerichteten Einkerbung des Cingulums bis zur Schmelzbasis. Das Innencingulum liegt bei den oberen Prämolaren von *Plestacatherium fablbuschi* immer hoch über der Basis in einem eng begrenzten Wertebereich; die Höhe stellt ein primitives Merkmal dar.

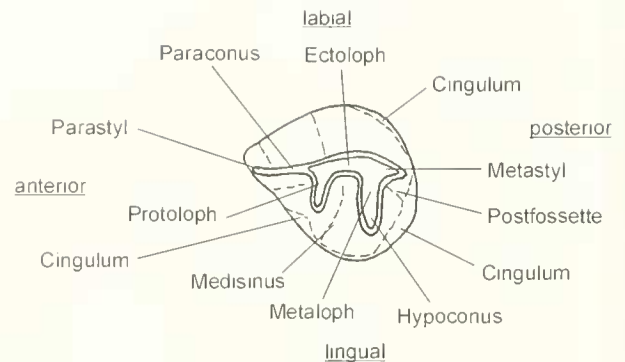


Abb. 62: Terminologie für den oberen Prämolaren P<sup>1 sin</sup> von *Plestacatherium fablbuschi* (okklusale Ansicht).

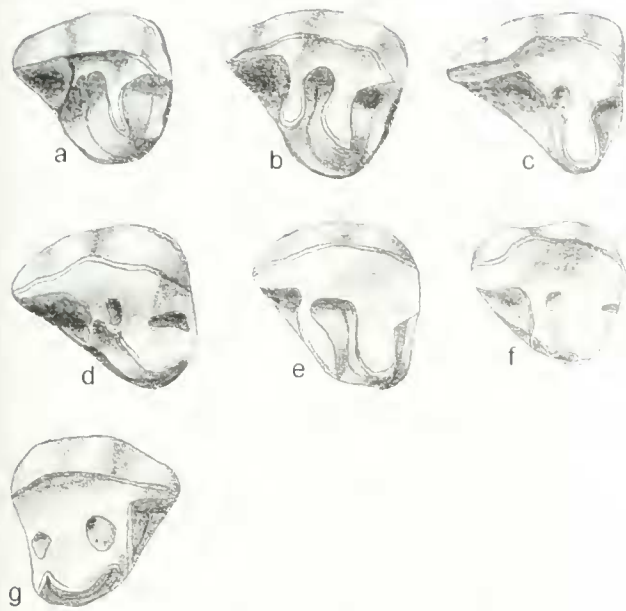


Abb. 63: *Plesiaceratherium fablbuschi* (Hrissig, 1972), Darstellung I: I, okklusale Ansicht, P<sup>1</sup>: a: BSP 1959 II 3139 sin; b: BSP 1959 II 3183 sin; c: BSP 1959 II 3192 sin; d: BSP 1959 II 3171 sin; e: BSP 1959 II 3177 sin; f: BSP 1959 II 3178 sin; g: BSP 1959 II 3170 dex.

#### Morphologische Merkmale und Variabilität am P<sup>1</sup> (Abb. 62-63)

Der vorderste Prämolare (Abb. 63) ist der kleinste und zeigt wegen des reduzierten Kronenmusters einen dreieckigen Umriss. Zwar schwankt die Größe der Zähne innerhalb dieser Zahnposition bei *Plesiaceratherium fablbuschi*, dennoch ist P<sup>1</sup> deutlich größer als bei *Prosantorhinus germanicus*.

Der Ectoloph ist konvex und leicht nach lingual geneigt. Der Paraconus ist nur noch als ganz schwacher, flacher und breiter Wulst erkennbar, der etwas oberhalb der Basis ansetzt und bis zur Kaufläche verläuft; er ist ungefähr so stark zur Mitte der Außenwand gerückt wie bei P<sup>2</sup>. Das Parastyl ist von basal bis okklusal als gleichbleibend starker Wulst erkennbar. Der Bereich zwischen Paraconus und Parastyl ist sehr flach und weit, so daß von einer Parastylfurche nicht mehr die Rede sein kann. Gelegentlich ist dieser Bereich auch keilförmig von basal bis okklusal ausgebildet, da der Paraconus nach hinten

geneigt ist. Metaconusrippe und Mesostyl fehlen immer an der Externseite; ein labiales Cingulum ist meist als schwache kurze Leiste etwas oberhalb der Basis am Metastyl, gelegentlich auch am Parastyl entwickelt. Die Postfossette ist nicht sehr tief, aber trichterförmig.

Das posteriore Cingulum liegt hoch über der Basis, ist als starke Leiste vorwiegend im Bereich der Postfossette entwickelt und in deren Mitte basalwärts eingekerbt. Meist geht das posteriore Cingulum ohne Unterbrechung in das linguale Cingulum über, kann aber auch am Hypoconus enden. Die beiden Querjoche sind lingual meist etwas nach hinten umgebogen, können aber auch senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers verlaufen. Der Protoloph ist zwar deutlich reduziert, d. h. kürzer und schmaler, aber – im Gegensatz zu *Prosantorhinus germanicus*, wo er gänzlich fehlt – immer noch ausgebildet. Bei frischen Zähnen ist der Protoloph gelegentlich mehrfach ausgebildet und nur mit einer ganz schmalen Verbindung am Ectoloph angewachsen. Das hintere Joch, der Metaloph, ist an der internen Anheftungsstelle am Ectoloph oft sehr schmal und endet lingual breit-gerundet. Das linguale Cingulum ist immer als starke Leiste ausgebildet, die hoch über der Basis liegt und meist von Protoconus zu Hypoconus verläuft; es kann jedoch auch ununterbrochen in das posteriore und anteriore Cingulum übergehen.

Der Medisinus ist in der Zahnmitte bei den meisten Zähnen trichterartig und kurz ausgebildet und endet im lingualen Cingulum. Nur bei wenigen Zähnen kommt es zu einer lingualen Verschmelzung zwischen Protoconus und Hypoconus, wobei der Medisinus geschlossen wird. Schnürfurchen an Protoconus und/oder Hypoconus fehlen immer ebenso wie das Anterocrochet; an Sekundärelementen ist nur ganz selten eine schmale kurze Crista erkennbar. Das anteriore Cingulum ist immer hoch über der Basis vorhanden und schließt den Bereich zwischen Protoconus und Parastyl; dadurch kommt es zur Bildung einer kleinen trichterförmigen Präfossette (nach Hrissig, 1984). Das anteriore Cingulum kann auch direkt in das linguale Cingulum übergehen.

Wie schon bei *Prosantorhinus germanicus* erwähnt, wird auch bei *Plesiaceratherium fablbuschi* auf der Position des P<sup>1</sup> kein Milchzahnvorläufer ausgebildet. Der P<sup>1</sup> erscheint kurz nach den Milchzähnen und ist länger in Gebrauch als der untere P<sub>1</sub>. Er sitzt auf der Höhe der übrigen Zähne und wird deshalb – im Gegensatz zu P<sub>1</sub> – normal abgekaut.

#### Variabilität der oberen Prämolaren (P<sup>1</sup> bis P<sup>4</sup>) von *Plesiaceratherium fablbuschi* (Tab. 69-70, Abb. 64-66)

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
P <sup>1</sup>	23	18,0	26,0	8,0	21,8	2,0	9,1	0,41	1,9
P <sup>2</sup>	21	25,0	31,0	6,0	27,7	2,1	7,6	0,46	1,6
P <sup>3</sup>	19	30,0	36,0	6,0	32,7	3,6	10,8	0,81	2,5
P <sup>4</sup>	22	31,0	38,0	7,0	34,0	3,1	9,2	0,67	2,0

Tab. 69: Statistische Kenngrößen zur Länge der oberen Prämolaren (P<sup>1</sup>- P<sup>4</sup>) von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\sqrt{}}$ [mm]	$V_{\sqrt{}}$ [%]
P <sup>1</sup>	23	15,0	22,0	7,0	18,9	2,1	11,1	0,44	2,3
P <sup>2</sup>	20	31,0	36,5	5,5	33,8	3,4	10,2	0,77	2,3
P <sup>3</sup>	17	34,0	43,0	9,0	39,5	5,6	14,3	1,37	3,5
P <sup>4</sup>	23	41,0	47,0	6,0	43,5	4,5	10,4	0,95	2,2

Tab. 70: Statistische Kenngrößen zur Breite der oberen Prämolaren (P<sup>1</sup>- P<sup>4</sup>) von *Plestaceraiberium fablbischi*.

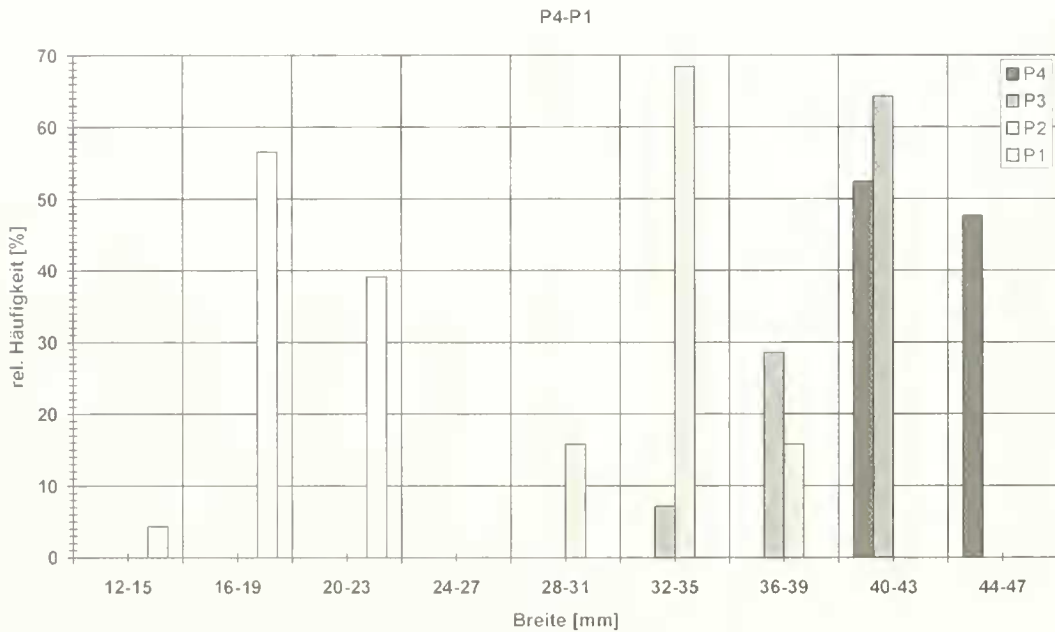


Abb. 64: Häufigkeitsverteilung zur Breite der oberen Prämolaren von *Plestaceraiberium fablbischi*.

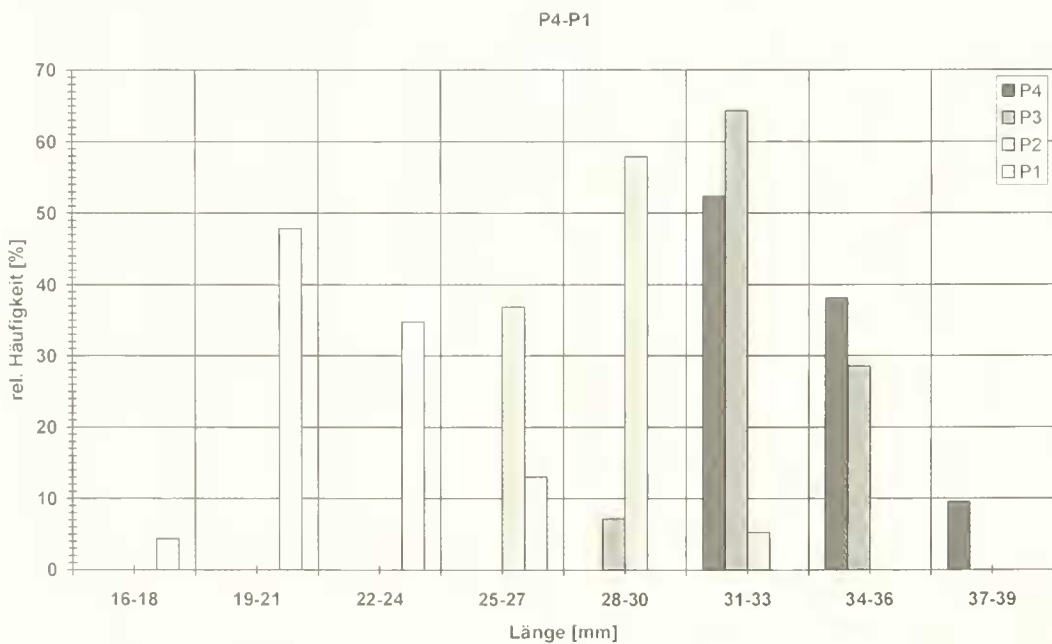


Abb. 65: Häufigkeitsverteilung zur Länge der oberen Prämolaren von *Plestaceraiberium fablbischi*.

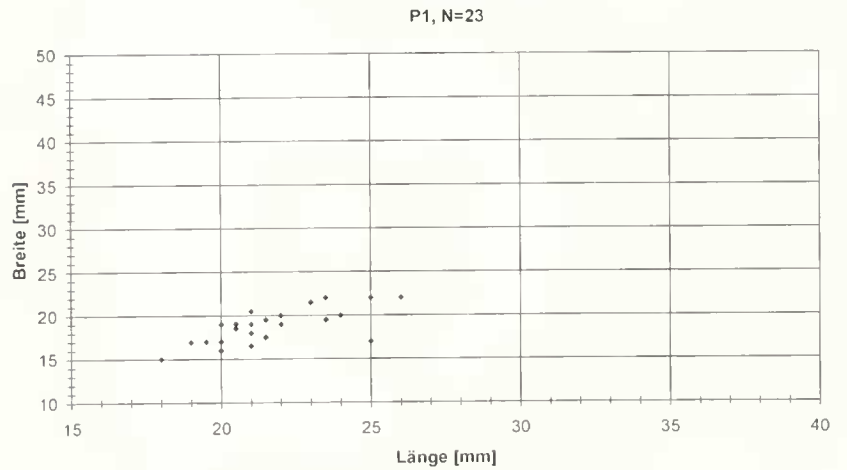
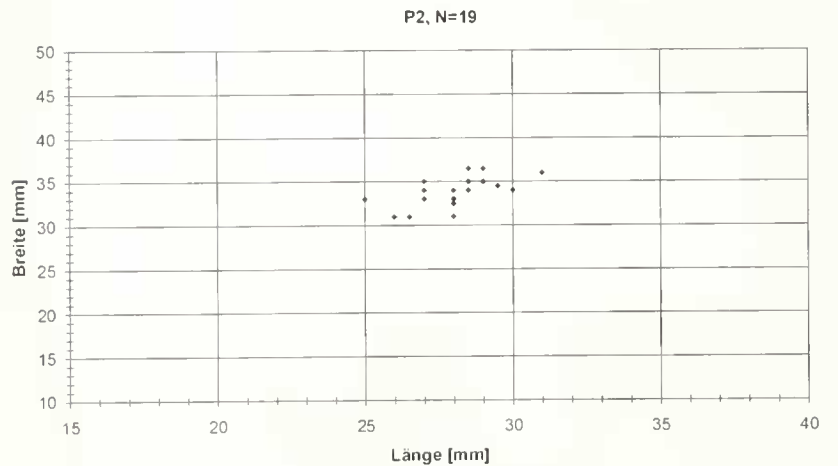
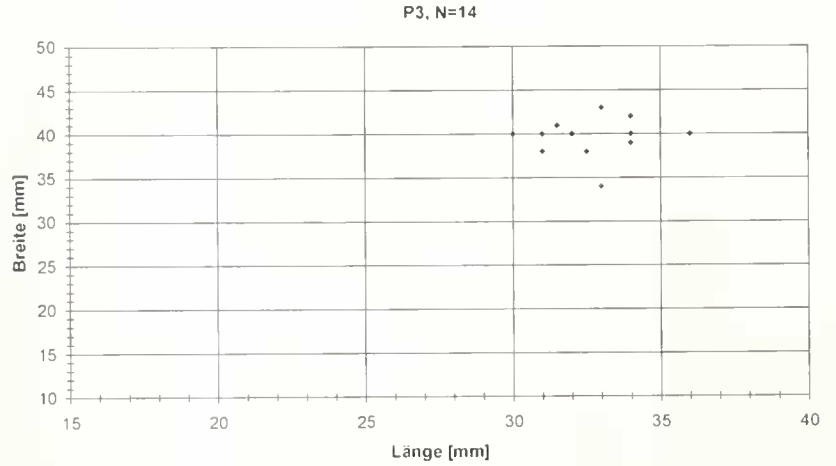
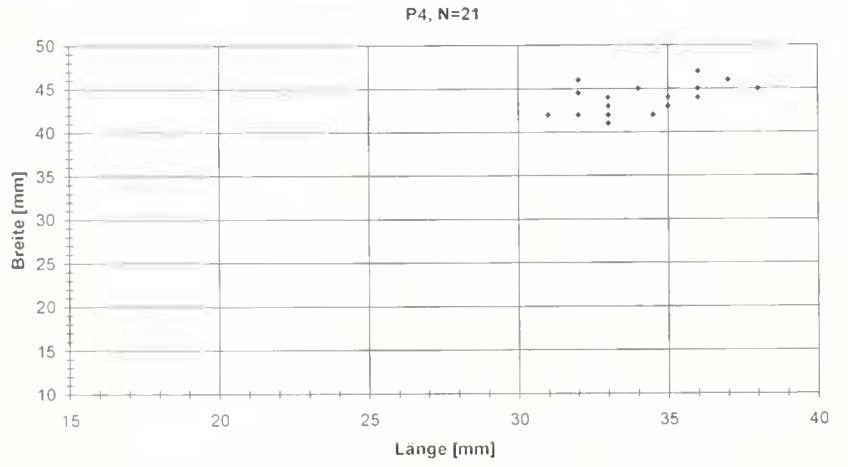


Abb.66: Streudiagramme zur Breite und Länge der oberen Prämolaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi*: Die oberen Prämolaren lassen sich anhand der metrischen Maße sehr gut unterscheiden; die Werte streuen mehr in der Länge als in der Breite; besonders der P<sup>1</sup> ist in den Längenmaßen sehr variabel.

## 3.2.6 Obere lakteale Pramolaren

Materialliste der 81 oberen laktealen Prämolaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

- 7 D<sup>+</sup> BSP 1959 II 3240-3242, 3246-3248, 4395  
 7 D<sup>-</sup> BSP 1959 II 3237-3239, 3243, 3244, 3249, 3440 (fragm.)  
 12 D<sup>+</sup> BSP 1959 II 3225, 3226, 3228, 3231-3234, 3260, 3441, 4366, 4401, 4945  
 15 D<sup>-</sup> BSP 1959 II 3227, 3229, 3230, 3236, 3250, 3261-3263, 3317, 3442, 3444, 3660, 4359, 4378, 4411 (fragm.)  
 12 D<sup>-</sup> BSP 1959 II 3195-3200, 3208-3210, 3220, 3255, 4406  
 28 D<sup>-</sup> BSP 1959 II 3201-3206, 3211, 3213-3217, 3219, 3221-3224, 3254, 3256-3259, 4364, 4367, 4381, 4384, 4398, 4414 (fragm.)

Morphologische Merkmale und Variabilität der oberen laktealen Prämolaren (D<sup>+</sup>, D<sup>-</sup>) von *Plesiacratherrum fahlbuschi* (Abb. 67-68, Tab. 71-77)

Gemeinsamkeiten: Der Ectoloph ist gerade, fällt nach hinten ab und ist nach lingual geneigt. Im Bereich des Metaconus ist er leicht geknickt, so daß das etwas verdickte Metastyl leicht flügelartig nach labial ausgerichtet ist. Parastyl und Paraconus setzen etwas oberhalb der Basis an und entwickeln sich dann als markante Wülste, wobei der Paraconus oberhalb der Basis breit-gerundet ist und sich nach okklusal deutlich

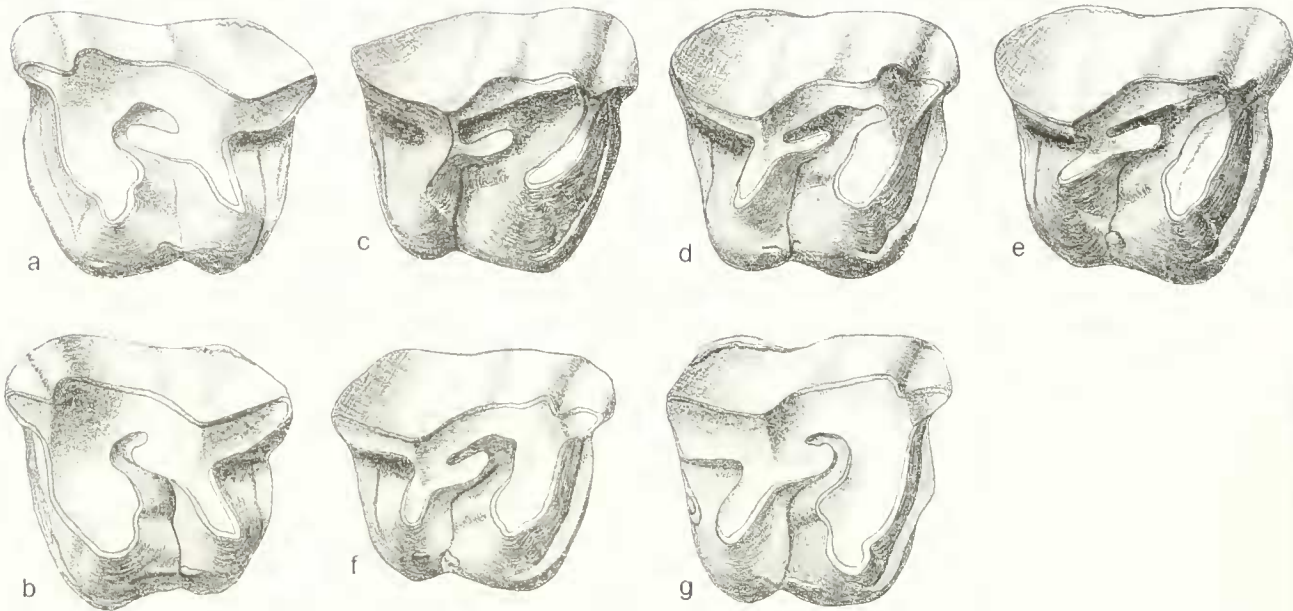


Abb. 67: *Plesiacratherrum fahlbuschi* (Hirsic, 1972), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, D<sup>+</sup>: a: BSP 1959 II 3242 sin; b: BSP 1959 II 3243 sin; c: BSP 1959 II 3241 dex; d: BSP 1959 II 3247 dex; e: BSP 1959 II 3248 dex; f: BSP 1959 II 3240 dex; g: BSP 1959 II 3246 dex.

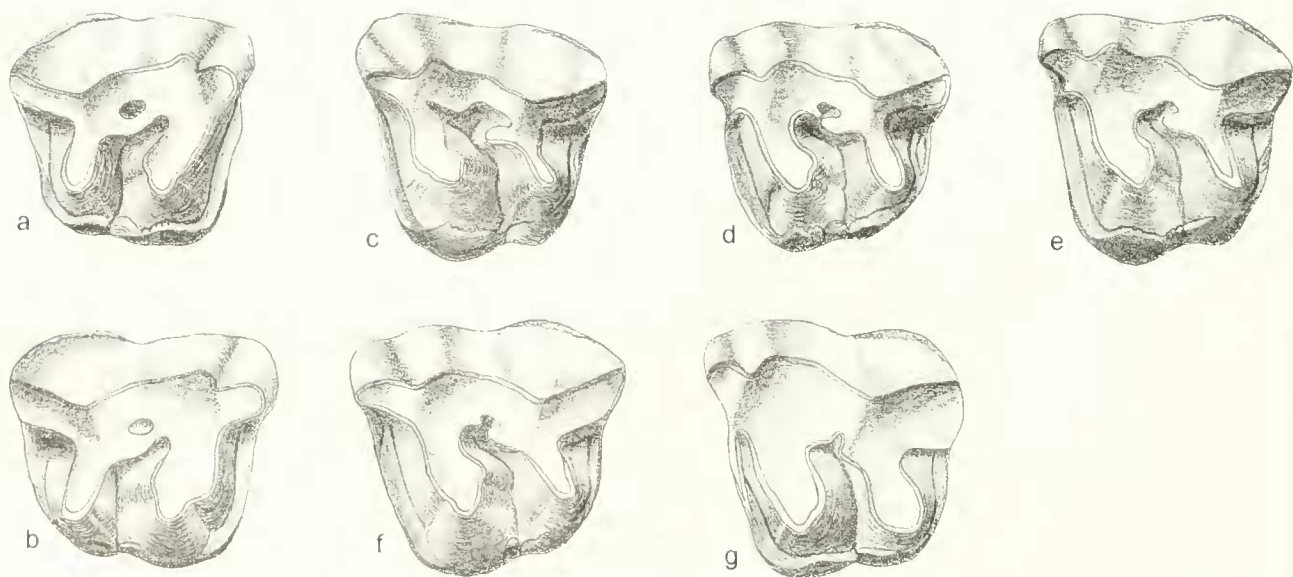




Abb. 68: *Plesiacratherrum fahlbuschi* (Hirsic, 1972), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, D<sup>-</sup>: a: BSP 1959 II 3260 dex; b: BSP 1959 II 3234 dex; c: BSP 1959 II 3228 sin; d: BSP 1959 II 3225 sin; e: BSP 1959 II 3226 sin; f: BSP 1959 II 3231 sin; g: BSP 1959 II 3233 sin.



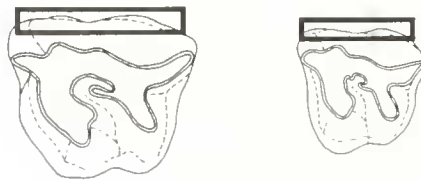
verschmalert. Bei einigen Zähnen ist er hoch herausgewölbt und klar vom Mesostyl abgesetzt. Der Paraconus ist leicht nach hinten geneigt und läuft okklusal zugespitzt aus. Das Parastyl ist von basal bis okklusal gleichmäßig stark entwickelt und läuft okklusal ebenfalls zugespitzt aus. Das Mesostyl bildet sich erst etwas unterhalb der Kaufläche flach und breit-gerundet heraus.




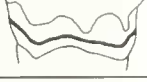
Die Metaconusrippe fehlt bei den meisten Zähnen, ist aber gelegentlich noch als ganz flache und schmale Erhebung nahe der Kaufläche ertastbar. Direkt an oder etwas oberhalb der Basis bzw. unterhalb der Wachstumsrinne (sofern vorhanden) ist bei den meisten Zähnen ein labiales Cingulum in Form eines zarten Saumes zu erkennen, der nach posterior oft etwas kräftiger ausgebildet ist. Die Postfossette ist tief und trichter-

Merkmalsausprägung	Schema	D <sup>4</sup>		D <sup>3</sup>	
		K		K	
A		5	p <sub>o</sub> =81% 50% p <sub>u</sub> =18%	11	p <sub>o</sub> =99% 92% p <sub>u</sub> =60%
B		5	p <sub>o</sub> =81% 50% p <sub>u</sub> =18%	1	p <sub>o</sub> =38% 8% p <sub>u</sub> =0%
		n=10		n=12	

Tab. 71: Merkmalskomplex: labiale Wachstumsrinne an den oberen laktealen Prämolaren D<sup>4</sup> und D<sup>3</sup> von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

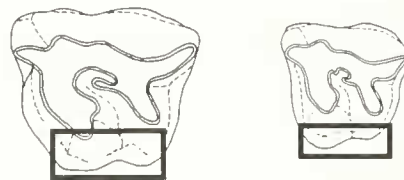
- A Eine Wachstumsrinne ist nicht ausgebildet.
- B Eine Wachstumsrinne ist nur wenig oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.



Merkmalsausprägung	Schema	D <sup>4</sup>		D <sup>3</sup>	
		K		K	
A		1	p <sub>o</sub> =53% 12,5% p <sub>u</sub> =1%	1	p <sub>o</sub> =36% 6% p <sub>u</sub> =0%
B		2	p <sub>o</sub> =65% 25% p <sub>u</sub> =3%	0	p <sub>o</sub> =26% 0% p <sub>u</sub> =0%
C		5	p <sub>o</sub> =92% 62,5% p <sub>u</sub> =24%	4	p <sub>o</sub> =61% 25% p <sub>u</sub> =8%
D		0	p <sub>o</sub> =37% 0% p <sub>u</sub> =0%	11	p <sub>o</sub> =97% 69% p <sub>u</sub> =53%
		n=8		n=16	

Tab. 72: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den oberen laktealen Prämolaren D<sup>4</sup> und D<sup>3</sup> von *Plesiaceratherium fablbuschi*.


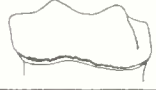
- A Das linguale Cingulum fehlt.
- B Das linguale Cingulum ist als mehr oder weniger großer Zapfen oberhalb der Basis zwischen Hypoconus und Protoconus am Ausgang des Medisinus ausgebildet.
- C Das linguale Cingulum ist als Riegel oberhalb der Basis zwischen Hypoconus und Protoconus am Ausgang des Medisinus ausgebildet.
- D Das linguale Cingulum ist als durchgehender Saum etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet und geht ohne Unterbrechung in das posteriore und anteriore Cingulum über.



förmig; das posteriore Cingulum liegt hoch über der Basis, erstreckt sich vom Metastyl bis zum Hypoconus als deutliche Leiste und ist im Bereich der Postfossette basalwärts eingekrbt.

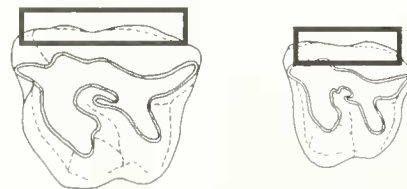
Die beiden Querjoche verlaufen parallel: am hinteren, schmaleren Metaloph ist eine hintere Hypoconusfurche nie, eine vordere nur basal als leichte Eindellung noch vorhanden.



Lediglich ein D<sup>4</sup> zeigt eine markante vordere Hypoconusfurche besonders im basalen Bereich, die im Medisinus endet. Der Medisinus biegt um Crochet und Anterocrochet herum, ist V-förmig und tief und endet im lingualen Cingulum. Das anteriore Cingulum ist immer als markante breite Leiste weit oberhalb der Basis vorhanden, erstreckt sich vom Protoconus bis zum Parastyl und ist lingual vom Parastyl durch die Druckkurve des Nachbarzahnes besonders abgenutzt.

Merkmalsausprägung	Schema	K	D <sup>4</sup>	K	D <sup>3</sup>
A		1	p <sub>o</sub> =51% 11% p <sub>u</sub> =1%	3	p <sub>o</sub> =50% 21% p <sub>u</sub> =4%
B		8	p <sub>o</sub> =99% 89% p <sub>u</sub> =50%	11	p <sub>o</sub> =95% 79% p <sub>u</sub> =47%
		n=9		n=14	

Tab. 73: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den oberen laktealen Prämolaren D<sup>4</sup> und D<sup>3</sup> von *Plestaceratherium fahlbuschi*.

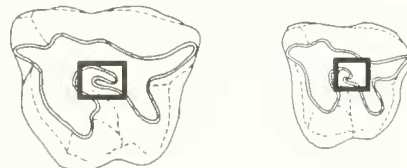
- A Das labiale Cingulum fehlt.
- B Das labiale Cingulum ist als zarter Saum nahe der Schmelzbasis ausgebildet.





Merkmalsausprägung	Schema	K	D <sup>4</sup>	K	D <sup>3</sup>
A		9	p <sub>o</sub> =100% 100% p <sub>u</sub> =63%	10	p <sub>o</sub> =97% 83% p <sub>u</sub> =51%
B		0	p <sub>o</sub> =36% 0% p <sub>u</sub> =0%	2	p <sub>o</sub> =47% 17% p <sub>u</sub> =2%
		n=9		n=12	

Tab. 74: Merkmalskomplex: Crochet an den oberen laktealen Prämolaren D<sup>4</sup> und D<sup>3</sup> von *Plestaceratherium fahlbuschi*.

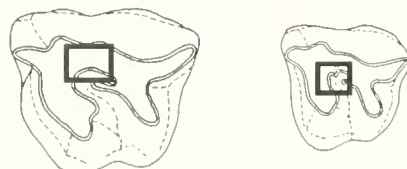
- A Das Crochet ist als einfacher Sporn ausgebildet.
- B Das Crochet ist mit der Crista als Brücke verschmolzen.



Merkmalsausprägung	Schema	K	D <sup>4</sup>	K	D <sup>3</sup>
A		8	p <sub>o</sub> =97% 80% p <sub>u</sub> =44%	3	p <sub>o</sub> =65% 30% p <sub>u</sub> =7%
B		2	p <sub>o</sub> =56% 20% p <sub>u</sub> =3%	7	p <sub>o</sub> =92% 70% p <sub>u</sub> =35%
		n=10		n=10	

Tab. 75: Merkmalskomplex: Crista an den oberen laktealen Prämolaren D<sup>4</sup> und D<sup>3</sup> von *Plestaceratherium fahlbuschi*.

- A Fine Crista ist nicht ausgebildet.
- B Eine Crista ist ausgebildet.



Unterschiede: Der D<sup>4</sup> ist der größte Milchzahn im Oberkiefer; je nach Abkautungsgrad ist der Umriß trapezförmig (bei frischen Zähnen) oder quadratisch (bei abgekauten Zähnen). Der vorletzte obere Milchzahn ist gegenüber dem D<sup>4</sup> zwar deutlich kleiner, vom Umriß und von der Morphologie her aber vergleichbar.

Die Parastylfurche ist am D<sup>4</sup> immer V-förmig und tief ausgebildet und läuft okklusal U-förmig und weit aus; Paraconus und Parastylfurche sind etwas nach hinten geneigt. Die Parastylfurche des D<sup>3</sup> ist auf halber Zahnhöhe V-förmig und tief und endet okklusal breit und U-förmig. Am D<sup>4</sup> ist etwas oberhalb der Schmelzbasis auf der ganzen Länge der Labialseite bei 50% der Zähne eine Wachstumsrinne ausgebildet; diese fehlt bei den D<sup>3</sup> immer.

D<sup>4</sup>: Am vorderen Querjoch, dem Protoloph, sind vordere und hintere Protoconusfurche gleich stark, V-förmig und tief ausgebildet und erstrecken sich von der Basis bis etwa zur halben Höhe des Zahnes. Die hintere Protoconusfurche endet im Medisinus, die vordere im anterioren Cingulum.

Am Protoloph des D<sup>3</sup> sind beide Furchen zwar immer entwickelt, aber unterschiedlich ausgeprägt: sie können beide schwach, flach und U-förmig oder V-förmig, tief und markant vorhanden sein, des Weiteren kann auch eine Protoconusfurche stärker als die andere erkennbar sein. Durch die Schnürung baucht sich das Anterochet am D<sup>4</sup> breit-gerundet in den

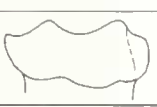

Medisinus, der Protoconus ist lingual abgeflacht und länglich ausgezogen.

Das Anterochet baucht sich am D<sup>3</sup> nur leicht gerundet in den Medisinus vor; der Protoconus ist lingual abgeflacht, aber nicht so stark länglich ausgezogen wie bei D<sup>4</sup>. Der Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus ist am D<sup>4</sup> weit und U-förmig. Am D<sup>3</sup> ist der linguale Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus enger als bei D<sup>4</sup>.

Das linguale Cingulum ist bei den meisten D<sup>4</sup> als kleiner Riegel oberhalb der Basis zwischen Hypoconus und Protoconus am Ausgang des Medisinus ausgebildet; selten ist es zapfenförmig entwickelt oder fehlt ganz. Am D<sup>3</sup> ist das linguale Cingulum bei den meisten Zähnen als durchgehender Saum etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet und geht ohne Unterbrechung in das posteriore und anteriore Cingulum über. Gelegentlich ist es als kleiner Riegel oberhalb der Basis zwischen Hypoconus und Protoconus am Ausgang des Medisinus entwickelt, selten fehlt es.

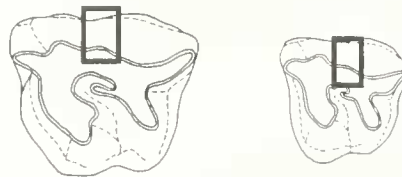
D<sup>4</sup>: Ein Crochet ist bei allen Zähnen vorhanden und ragt als schmaler länglicher Sporn in den Medisinus vor; weitere Sekundärelemente treten nicht auf.



Sekundärelemente am D<sup>3</sup>: Ein Crochet ragt bei allen Zähnen als länglicher schmaler Sporn in den Medisinus, ist aber nur selten mit der Crista als Brücke verschmolzen, wobei es zur Bildung einer kleinen, rundlichen Medifossette kommt.

Merkmalsausprägung	Schema	D <sup>4</sup>		D <sup>3</sup>	
		K	p <sub>o</sub> =70% 33% p <sub>u</sub> =7%	K	p <sub>o</sub> =54% 23% p <sub>u</sub> =5%
A		3		3	
B		6	p <sub>o</sub> =92% 67% p <sub>u</sub> =28%	10	p <sub>o</sub> =93% 77% p <sub>u</sub> =43%
		n=9		n=13	

Tab. 76: Merkmalskomplex: Mesostyl an den oberen laktealen Prämolaren D<sup>4</sup> und D<sup>3</sup> von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

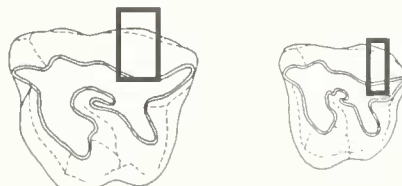
- A Das Mesostyl fehlt.
- B Das Mesostyl ist auf der Labialseite als schwacher, breiter Wulst ausgebildet.



Merkmalsausprägung	Schema	D <sup>4</sup>		D <sup>3</sup>	
		K	p <sub>o</sub> =92% 70% p <sub>u</sub> =35%	K	p <sub>o</sub> =77% 46% p <sub>u</sub> =16%
A		7		6	
B		3	p <sub>o</sub> =65% 30% p <sub>u</sub> =7%	7	p <sub>o</sub> =83% 54% p <sub>u</sub> =21%
		n=10		n=13	

Tab. 77: Merkmalskomplex: Metaconusrippe an den oberen laktealen Prämolaren D<sup>4</sup> und D<sup>3</sup> von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

- A Die Metaconusrippe fehlt.
- B Die Metaconusrippe ist als schwacher Wulst an der Labialseite ausgebildet.



Eine Crista ist meist als kurzer, rundlicher Sporn vorhanden, der nahe an das Crochet heranreicht, aber nur selten mit diesem verschmilzt; eine Crochetgegenfalte tritt nie auf.

Morphologische Merkmale und Variabilität am D<sup>2</sup>  
(Abb. 69-70)

Der vorderste lakteale Prämolare (Abb. 70) ist nach vorn verschmälert und zeigt von allen Milchzähnen das komplizierteste Kronenmuster. Der Ectoloph ist leicht konvex und etwas nach lingual geneigt, seine Länge ist je nach Kronenmuster variabel. Das Parastyl ist von basal bis okklusal als gleichmäßig starker Wulst ausgebildet; der Paraconus ist reduziert und etwas weiter zur Mitte der Externseite verlagert. Nur selten

ist er noch als flacher, breit-gerundeter Wulst von basal bis okklusal erkennbar, meist fehlt er völlig. Dementsprechend ist auch die Parastylfurche entweder noch als ganz flache weite Eindellung vorhanden oder fehlt. Das Mesostyl ist am D<sup>2</sup> bei allen Zähnen besonders markant, aber variabel ausgebildet: es setzt meist etwas oberhalb der Schmelzbasis flach und breit-gerundet an und verschmälert sich keilförmig nach okklusal. Von der Außenwand setzt es sich deutlich ab und kann am breiten Ansatz oberhalb der Basis in der Mitte auch gelegentlich eine flache weite Furche ausbilden. Das Mesostyl kann aber auch etwas oberhalb der Basis bis okklusal als gleichbleibend starke, rundlich-zugespitzte Leiste verlaufen. Die Metaconusrippe ist immer als flacher, breit-gerundeter Wulst besonders nahe der Kaufläche erkennbar. Dahinter fällt das Metastyl leicht nach posterior ab und tritt deshalb nicht besonders hervor.

Eine Wachstumsrinne ist am D<sup>2</sup> nie ausgebildet; ein labiales Cingulum ist an allen Zähnen etwas oberhalb der Basis nur im postero- und antero-labialen Bereich als deutliche Leiste erkennbar, die aber nie an der gesamten Externseite entlangläuft. Die Postfossette ist tief und schlitzförmig und nach lingual weiter geöffnet als bei D<sup>1</sup>. Das posteriore Cingulum ist eine deutliche, hoch über der Basis liegende Leiste, die im Bereich der Postfossette basalwärts eingekerbt ist und meist ununterbrochen in das linguale Cingulum übergeht. Die Querjoche liegen meist parallel, sind aber stärker schräggestellt als bei den übrigen Milchzähnen; bei frischen Zähnen ist der Protoconus zum Medisinus hin gebogen und kann zusätzliche dünne Grate ausbilden (Abb. 70b). Protoconusfurchen sind nie vorhanden, gelegentlich kann eine vordere Hypoconusfurche noch als schwache Eindellung auftreten.

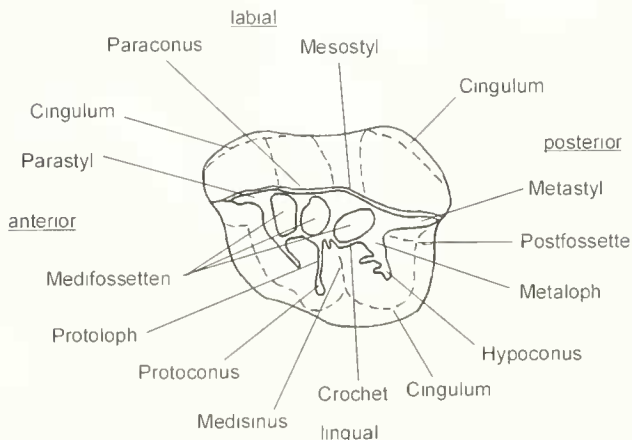


Abb. 69: Terminologie für den oberen laktealen Prämolaren D<sup>2</sup> sin von *Plesiacratherium fablbuschi* (okklusale Ansicht).

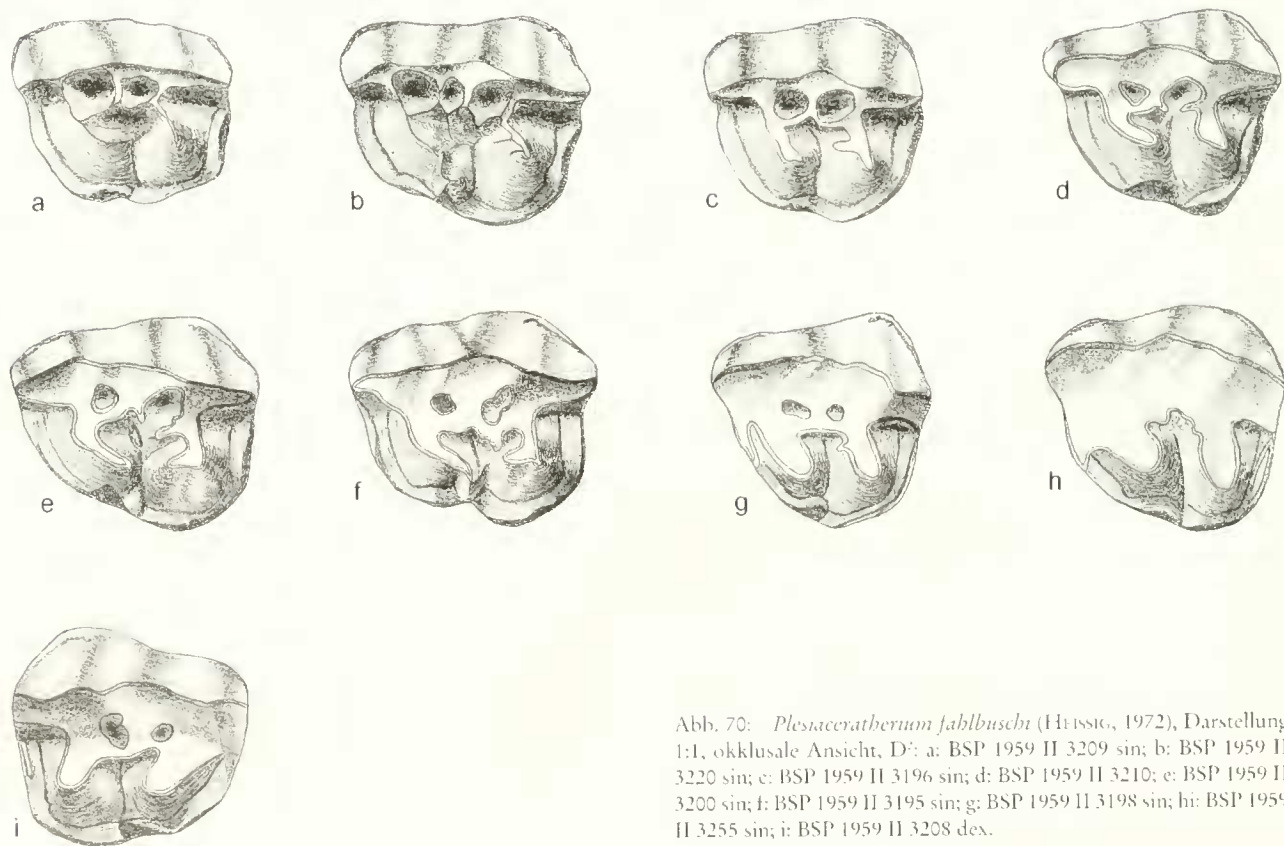


Abb. 70: *Plesiacratherium fablbuschi* (Heissig, 1972), Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, D<sup>2</sup>: a: BSP 1959 II 3209 sin; b: BSP 1959 II 3220 sin; c: BSP 1959 II 3196 sin; d: BSP 1959 II 3210; e: BSP 1959 II 3200 sin; f: BSP 1959 II 3195 sin; g: BSP 1959 II 3198 sin; h: BSP 1959 II 3255 sin; i: BSP 1959 II 3208 dex.

Der Medisinus ist durch die komplizierte Sekundarfaltung meist sehr kurz und gerade, V-förmig und tief und endet im linguale Cingulum. Gelegentlich ist auch gar kein Medisinus sichtbar, da zwischen Hypoconus und Protoconus ein dicker Zapfen ausgebildet ist. Ein Anterocrochet ist nicht erkennbar; Hypoconus und Protoconus enden lingual meist rundlich zugespitzt.

Das linguale Cingulum ist bei allen Zähnen ein starker und breiter Saum, der hoch über der Basis entlang der ganzen Innenseite verläuft und ohne Unterbrechung in das posteriore und anteriore Cingulum übergeht. Das linguale Cingulum kann am Protoconus nach okklusal ausgezogen sein oder es kann sich ein markanter Zapfen zwischen Hypoconus und Protoconus bilden, so daß das linguale Cingulum am Ausgang des Medisinus durch diesen Zapfen kurz unterbrochen wird. Das anteriore Cingulum liegt immer als deutliche und breite

Leiste hoch über der Basis und geht ununterbrochen in das labiale Cingulum über. Lingual vom Parastyl kommt es bei fast allen Zähnen zur Bildung einer nicht sehr tiefen, aber schlitzförmigen Präfossette (nach HEISIG 1984).

Die Sekundärelemente sind sehr kompliziert und variabel ausgebildet: bei allen Zähnen sind Crochet, Crista und Crochetgegenfalte vorhanden, wobei meist alle drei Elemente verschmelzen und es zur Bildung von zwei Medifossetten kommt. Selten sind nur Crochet und Crista verbunden und die Crochetgegenfalte ragt als kurzer Sporn in den Medisinus vor. Gelegentlich ist das Kronenmuster noch komplizierter angelegt, wenn nämlich außer den drei bekannten Sekundärelementen ein weiterer Sporn von der Innenseite des Ectolophs in den Medisinus vorspringt und diese Elemente alle miteinander verschmelzen. Dabei kommt es zur Bildung von drei Medifossetten (Abb. 70b).

Variabilität der oberen laktealen Prämolaren (D<sup>2</sup> bis D<sup>4</sup>) von *Plesiaceratherium fablbuschi* (Tab. 78-79, Abb. 71-73)

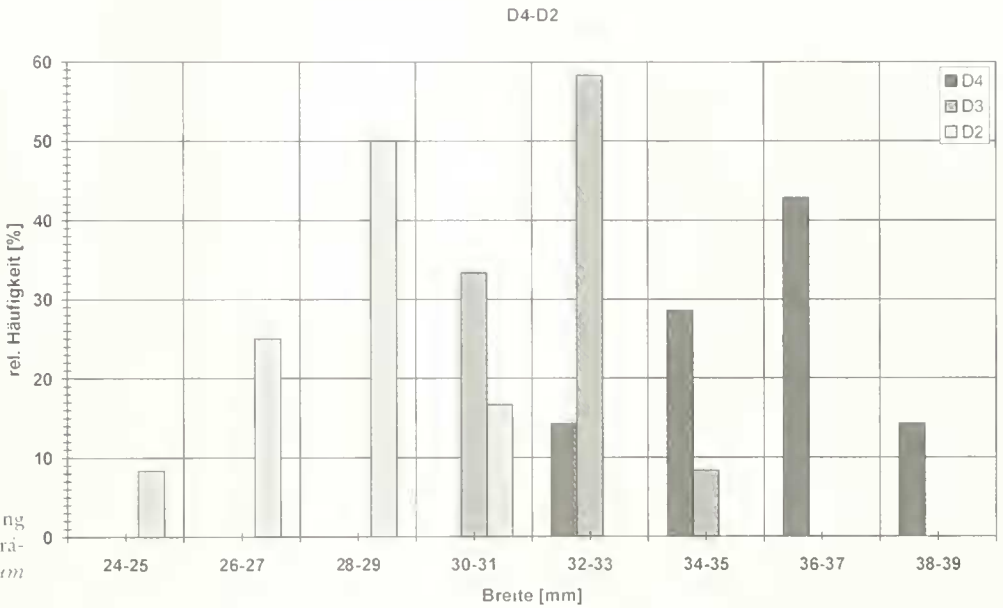


Abb. 71: Häufigkeitsverteilung zur Breite der oberen laktealen Prämolaren von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

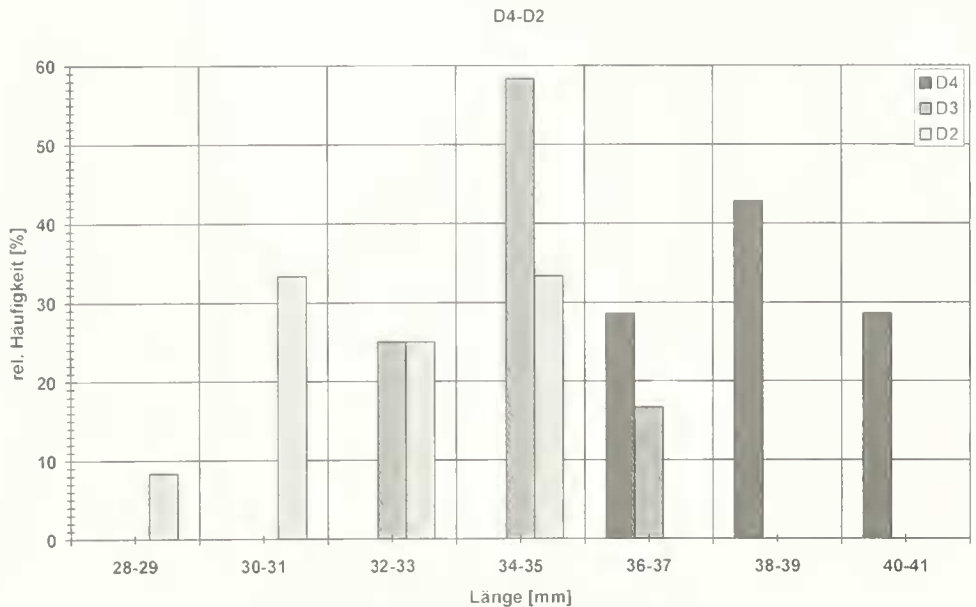


Abb. 72: Häufigkeitsverteilung zur Länge der oberen laktealen Prämolaren von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

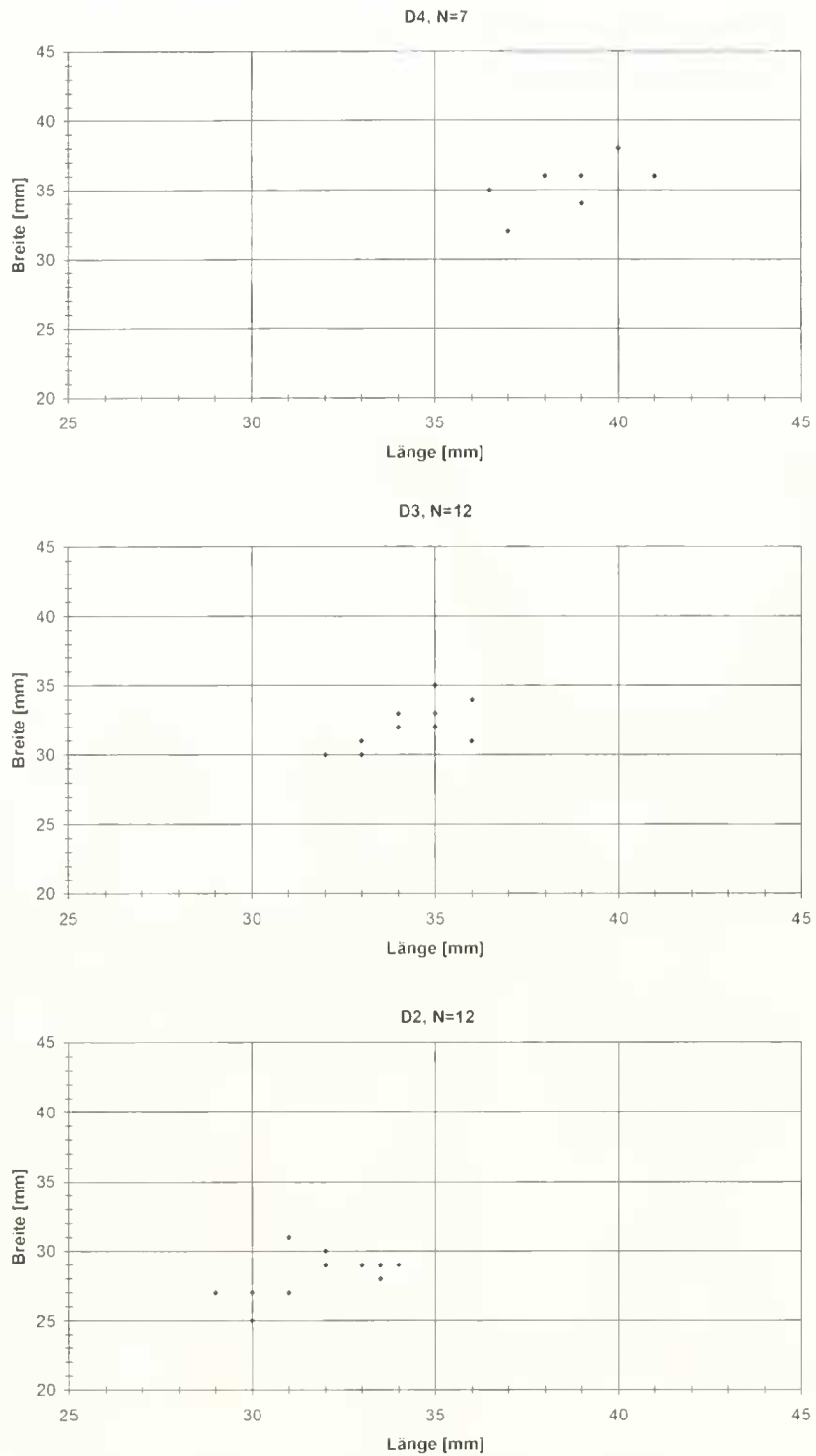


Abb. 73: Streudiagramme zur Breite und Länge der oberen laktealen Prämolaren von *Plesiacratherrum fablbuschi*: Die oberen Milchzähne lassen sich anhand ihrer metrischen Merkmale gut unterscheiden; alle Zähne variieren stärker in der Länge und geringfügiger in der Breite.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
D <sup>2</sup>	12	29,0	34,0	5,0	31,9	5,8	18,1	1,66	5,2
D <sup>3</sup>	14	32,0	36,0	4,0	34,5	5,4	15,7	1,45	4,2
D <sup>4</sup>	7	36,5	41,0	4,5	38,6	11,3	29,2	4,27	11,0

Tab. 78: Statistische Kenngrößen zur Länge der oberen laktealen Prämolaren (D<sup>2</sup> - D<sup>4</sup>) von *Plesiacratherrum fablbuschi*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
D <sup>2</sup>	12	25,0	31,0	6,0	28,3	4,8	16,9	1,38	4,9
D <sup>3</sup>	12	30,0	35,0	5,0	32,3	5,8	18,0	1,68	5,2
D <sup>4</sup>	7	32,0	38,0	6,0	35,3	10,2	28,8	3,84	10,9

Tab. 79: Statistische Kenngrößen zur Breite der oberen laktealen Pramolaren (D<sup>2</sup>-D<sup>4</sup>) von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

### 3.2.7 Obere Incisiven

#### Morphologische Beschreibung des oberen I<sup>1</sup>

Wie bereits in den allgemeinen Anmerkungen zu den oberen Incisiven in Kap. 2.2.4 angeführt, liegen zwar einige isolierte I<sup>1</sup> von *Plesiaceratherium fablbuschi* (Taf. 6, Fig. 21-24) vor. Bezüglich des Sexualdimorphismus können jedoch nur Vermutungen angestellt werden, da von beiden Geschlechtern keine I<sup>1</sup> in situ bekannt sind.

Die Krone ist meißelförmig, immer niedrig, in antero-posteriorer Ausdehnung lang gestreckt und gleichbleibend schmal. Anterior läuft die Krone in einer abgerundeten Spitze aus, posterior ist sie breit-gerundet. Die Abkautung setzt zwar zunächst etwas hinter dieser Spitze an, die Spitze bleibt jedoch nicht stehen wie bei *Prosantorhinus germanicus*, sondern die Krone wird auf ganzer Fläche abgekaut. Die Abkautungsflächen sind in ganz unterschiedlichen Stadien erhalten: ganz gering abgekauten Zähne zeigen im mittleren Teil der Außenseite eine Fläche mit ganz schwacher Striation.

Stärker abgekauten Zähne zeigen zwei Abkautungsflächen: eine große an der Außenseite mit starken Abkautungsstriemen und eine kleine schmale an der Innenseite, die glatt poliert ist und eventuell durch die Lippen des Tieres bei der Nahrungsaufnahme entsteht. Bei ganz stark abgekauten Zähnen ist nur noch eine Abkautungsfläche erhalten mit ganz markanter und tiefer Striation. Eine aufgesetzte, nach lingual verschobene Längskante verläuft gerade von anterior nach posterior über die ganze Krone.

Unterhalb der Schmelzbasis ist der Zahnhals etwas eingeschnürt. Die Wurzel ist sehr lang und schmal, endet terminal nicht zugespitzt, sondern gerade und ist nach außen leicht gekrümmt. Bei einigen Zähnen ist der Zahnhals deutlicher eingeschnürt, die Kronenmorphologie sonst vergleichbar, aber die Wurzel nur halb so lang. Bei diesen Zähnen könnte es sich um weibliche I<sup>1</sup> handeln.

BSP 1959 II	Länge [mm]	Breite [mm]
3597	16	8
3600	17,5	9,5
402	19	11

Tab. 80: Längen- und Breitenangaben zu den oberen I<sup>1</sup> (Geschlecht ?) von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

### 3.2.8 Untere Molaren

Materialliste der 72 unteren Molaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

11	M <sub>1</sub>	BSP 1959 II 3360, 3475, 3476, 3478, 3479, 3484, 3487, 3490, 3491, 3501, 3709
17	M <sub>1</sub>	BSP 1959 II 3477, 3480-3483, 3485, 3486, 3489, 3493-3500, 3708 (fragm.)
10	M <sub>2</sub>	BSP 1959 II 3666-3669, 3677, 3678, 3685, 3697, 3702, 3704
19	M <sub>2</sub>	BSP 1959 II 3665, 3671-3676, 3679-3684, 3686-3688, 4357, 4388, 4400 (fragm.)
8	M <sub>3</sub>	BSP 1959 II 3670, 3689, 3692, 3693, 3700, 3701, 3711, 4402
7	M <sub>1</sub>	BSP 1959 II 3689-3691, 3695, 3696, 3698, 3703 (fragm.)

#### Morphologische Merkmale und Variabilität am M<sub>3</sub>

Der längste Molar im Unterkiefer ist der M<sub>3</sub> (Taf. 5, Fig. 1-3), der lange nach dem Zahnwechsel als letzter Molar erscheint und deshalb schwächer als alle anderen Molaren abgekaut ist. Das Talonid ist immer länger als das Trigonid, das Hypolophid weit nach hinten gestreckt. Außen- und Innenschenkel des Metalophids sind rechtwinklig, Außen- und Innenschenkel des Hypolophids in stumpfem Winkel gegeneinander geknickt. Durch die Streckung des Hypolophids nach hinten erscheint das Talonid postero-labial breit-gerundet. Die Außenfurche ist bei M<sub>3</sub> am stärksten von allen Unterkieferzähnen nach vorn geneigt. Sie ist fast immer V-förmig und tief, selten U-förmig und rundlich ausgebildet und endet immer im labialen Cingulum. Die Trigonidgrube ist eng mit steilen Innenwänden, die Talonidgrube weit.

Das labiale Cingulum ist sehr variabel in der Ausbildung; oft ist es als deutlich gerunzelter Saum ca. 0,5 cm oberhalb der Schmelzbasis erkennbar, fehlt aber im Bereich des Talonids. Oft ist es auch nur in der Außenfurche zwischen Talonid und Trigonid etwas oberhalb der Schmelzbasis als Riegel ausgebildet. Gelegentlich kann das labiale Cingulum ganz fehlen, selten ist es entlang der ganzen Außenseite als deutlich gerunzelter Saum ca. 0,5 cm oberhalb der Schmelzbasis oder auch nur im Bereich des Talonids entwickelt. Rund um den ganzen Zahn ist zwar immer eine feine Horizontalstreifung erkennbar, sie ist jedoch nicht so deutlich wie bei *Prosantorhinus germanicus*. Eine Entoconidrinne fehlt an allen Zähnen.

Das anteriore Cingulum ist immer ausgebildet und zieht als starke Leiste schräg, etwas oberhalb der Basis des Paraconids – manchmal auch des Paralophids – leicht gerundet bis zur halben Höhe des Zahnes. Ist nur eine anteriore Cingulum-Leiste am Paraconid vorhanden, so läuft diese auf halber Zahnhöhe sichelförmig aus. Sind sowohl am Paraconid als auch am Paralophid Cingulum-Leisten ausgebildet, verschmelzen diese auf halber Zahnhöhe halbmondförmig. Durch die Druckkurve des M<sub>2</sub> ist das anteriore Cingulum jedoch immer mehr oder weniger stark abgenutzt und nur noch schwach erkennbar.

Das posteriore Cingulum ist ebenfalls immer vorhanden, aber recht variabel ausgebildet: meist ist es als Saum mit einem in der Mitte sitzenden Zapfen entwickelt, oft auch als starke Leiste etwas oberhalb der Basis entlang der ganzen posterioren Zahnseite, geht aber nie in das linguale, sondern gelegentlich in das labiale Cingulum über. Selten ist das hintere Cingulum als starker halbmondförmiger Saum vorhanden. Das posteriore Cingulum ist ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal im Vergleich zu den übrigen Molaren: da der  $M_1$  der letzte Zahn im Unterkiefer ist, ist das posteriore Cingulum immer deutlich erkennbar und nie durch Druckusur abgenutzt. Bei 50% der  $M_1$  ist das linguale Cingulum als schwacher Saum bzw. Riegel nur am Ausgang der Talonid- und Trigonidgrube etwas oberhalb der Schmelzbasis vorhanden; oft tritt es auch nur als Riegel am Ausgang der Trigonidgrube auf, selten fehlt es völlig.

Bei vielen Zähnen endet die Rinne in der Talonidgrube höher als die Schmelzbasis im linguale Cingulum-Riegel. Ist kein linguale Cingulum-Riegel vorhanden, endet sie oberhalb der Schmelzbasis; ganz selten läuft sie in Höhe der Basis aus.

#### Morphologische Merkmale und Variabilität an $M_2$ und $M_1$

**Gemeinsamkeiten:** Das posteriore Cingulum ist immer als kräftiger halbmondförmiger Saum ausgebildet, der etwas oberhalb der Basis postero-labial ansetzt, rundlich bis fast auf halbe Höhe des Zahnes verläuft und posterior am Entoconid endet. Das hintere Cingulum ist nie mit dem linguale und/oder labiale Cingulum verbunden und durch die Druckusur des nachfolgenden  $M_1$  meist stark abgenutzt.

Ein anteriores Cingulum ist ebenfalls immer als deutliche Leiste ausgebildet, die etwas oberhalb der Basis des Paralophids und Paraconids ansetzt. Auf halber Höhe des Zahnes laufen dann beide Cingulum-Leisten als halbmondförmiger Saum zusammen. Auch das anteriore Cingulum ist durch die Druckusur des Nachbarzahnes meist stark abgenutzt. Bei den meisten Zähnen ist ein linguales Cingulum nicht vorhanden, gelegentlich ist es nur als schwacher Riegel am Ausgang der Talonid- und Trigonidgrube oberhalb der Schmelzbasis vorhanden, manchmal tritt es auch nur am Ausgang der Trigonidgrube als Riegel auf.

Talonid und Trigonid sind wie bei  $M_3$  entwickelt und das Hypolophid ist ebenfalls weit nach hinten gestreckt. Die

Trigonidgrube ist eng mit steilen Innenwänden, die Talonidgrube weit; die Rinne in der Talonidgrube endet immer höher als die Schmelzbasis im linguale Cingulum sofern dieses vorhanden ist. Eine Entoconidrinne fehlt immer.

**Unterschiede:** Der vorletzte untere Molar (Taf. 5, Fig. 4-6) ist etwas kürzer als der  $M_3$ , Breite und Morphologie beider Zähne sind ähnlich bis auf das posteriore Cingulum, welches  $M_2$  und  $M_1$  deutlich unterscheidet.

Der erste untere Backenzahn (Taf. 5, Fig. 7-10) ist etwas kürzer und besonders im Trigonidbereich schmaler als die übrigen Molaren. Er bricht als erster Backenzahn vor dem Zahnwechsel durch, ist deshalb am längsten in Gebrauch und dementsprechend meist stark – besonders im Bereich des Trigonids – abgekaut.

Wie bei *Prosantorhinus germanicus* erfolgte die Bestimmung der isolierten  $M_1$  und  $M_2$  anhand von Unterkiefer-Zahnreihen, da die Zähne durch ihre Uniformität schwer unterscheidbar sind. Bei fast der Hälfte der  $M_2$  ist das labiale Cingulum nur in der Außenfurche zwischen Talonid und Trigonid etwas oberhalb der Basis als Riegel entwickelt, gelegentlich ist es als deutlich gerunzelter Saum ca. 0,5 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, fehlt aber im Bereich des Talonids; selten fehlt es völlig. Das labiale Cingulum ist bei 50% der  $M_1$  als deutlich gerunzelter Saum ca. 0,5 cm oberhalb der Schmelzbasis, aber nur im Bereich des Trigonids ausgebildet; oft kommt es auch nur als Riegel in der Außenfurche zwischen Talonid und Trigonid etwas oberhalb der Basis vor.

$M_2$ : Die Außenfurche zwischen Trigonid und Talonid ist wie bei  $M_3$  leicht nach vorn geneigt, aber bei fast allen Zähnen weit und U-förmig.

Die labiale Furche ist am  $M_1$  etwas schwächer nach vorn geneigt als bei den übrigen Molaren und fast immer U-förmig und flach ausgebildet. Sie beginnt im labiale Cingulum-Riegel und ist etwas oberhalb davon als Furche noch nicht erkennbar. Erst nahe der Kaufläche bildet sich eine ganz breite und flache Furche heraus. Eine zarte Horizontalstreifung ist am  $M_2$  besonders labial und posterior erkennbar, hinzu kommt eine unterschiedlich stark ausgeprägte senkrechte Riefung, die typisch für *Plesiaceratherium fablbuschi* ist. Auf der Lingualseite der  $M_1$  ist eine zarte Horizontalstreifung vorhanden, auf der Außenseite ist eine leichte senkrechte Riefung erkennbar.

## Tafel 5

*Plesiaceratherium fablbuschi* (HEISSIG, 1972)

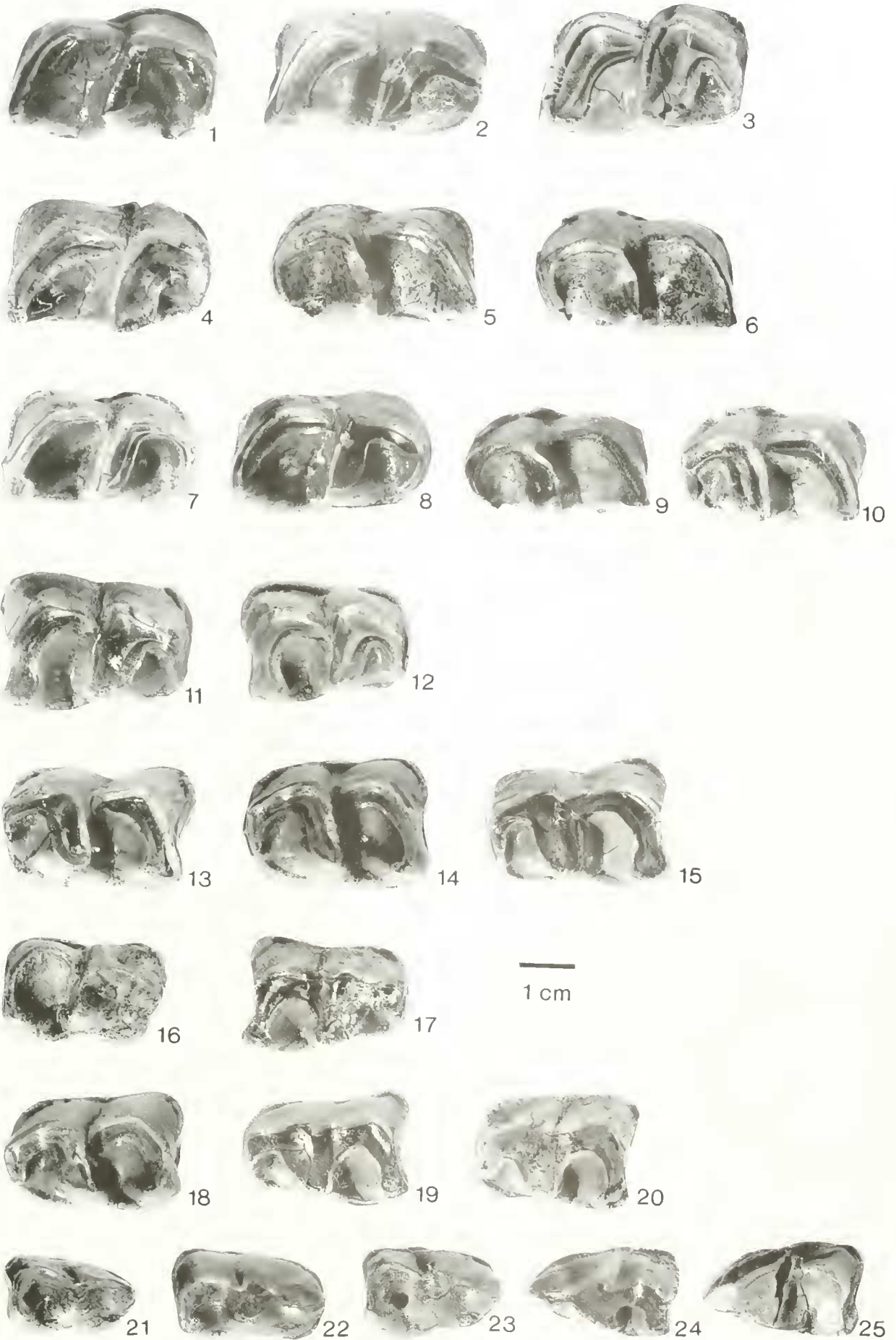
Darstellung I: I, okklusale Ansicht, Externseite zeigt nach oben

- Fig. 1:  $M_1$  sin, BSP 1959 II 3478.  
 Fig. 2:  $M_1$  sin, BSP 1959 II 3484.  
 Fig. 3:  $M_1$  sin, BSP 1959 II 3487.  
 Fig. 4:  $M_2$  sin, BSP 1959 II 3666.  
 Fig. 5:  $M_1$  dex, BSP 1959 II 3685.  
 Fig. 6:  $M_2$  dex, BSP 1959 II 3678.  
 Fig. 7:  $M_1$  sin, BSP 1959 II 4402.  
 Fig. 8:  $M_1$  sin, BSP 1959 II 3692.  
 Fig. 9:  $M_1$  dex, BSP 1959 II 3703.

- Fig. 10:  $M_1$  dex, BSP 1959 II 3700.  
 Fig. 11:  $P_4$  sin, BSP 1959 II 3451.  
 Fig. 12:  $P_4$  sin, BSP 1959 II 3413.  
 Fig. 13:  $P_4$  dex, BSP 1959 II 3465.  
 Fig. 14:  $P_3$  dex, BSP 1959 II 3469.  
 Fig. 15:  $P_3$  dex, BSP 1959 II 3471.  
 Fig. 16:  $P_1$  sin, BSP 1959 II 3409.  
 Fig. 17:  $P_1$  sin, BSP 1959 II 3404.  
 Fig. 18:  $P_1$  dex, BSP 1959 II 3416.

- Fig. 19:  $P_1$  dex, BSP 1959 II 3423.  
 Fig. 20:  $P_3$  dex, BSP 1959 II 3418.  
 Fig. 21:  $P_3$  sin, BSP 1959 II 3386.  
 Fig. 22:  $P_3$  sin, BSP 1959 II 3378.  
 Fig. 23:  $P_3$  sin, BSP 1959 II 3389.  
 Fig. 24:  $P_3$  dex, BSP 1959 II 3399.  
 Fig. 25:  $P_3$  dex, BSP 1959 II 3398.






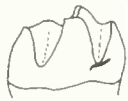

Variabilität morphologischer Merkmale der unteren Molaren ( $M_1$ - $M_3$ ) von *Plesiaceratherium fablbuschi* (Tab. 81-86, Abb. 74-76)

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
$M_1$	10	33,5	39,0	5,5	35,8	8,0	22,3	2,52	7,0
$M_2$	10	35,0	40,0	5,0	37,5	8,4	22,5	2,66	7,1
$M_3$	11	36,0	42,0	6,0	39,5	8,4	21,3	2,54	6,4

Tab. 81: Statistische Kenngrößen zur Länge der unteren Molaren ( $M_1$ - $M_3$ ) von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
$M_1$	10	22,0	24,0	2,0	23,4	4,1	17,5	1,30	5,5
$M_2$	16	23,0	26,5	3,5	24,4	2,2	9,2	0,56	2,3
$M_3$	22	21,0	27,0	6,0	23,5	1,5	6,3	0,32	1,3



Tab. 82: Statistische Kenngrößen zur Breite der unteren Molaren ( $M_1$ - $M_3$ ) von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

Merkmalsausprägung	Schema	$M_3$		$M_2$		$M_1$	
		K		K		K	
A		1	$p_o=30\%$ $p_u=0\%$	9	$p_o=76\%$ $p_u=26\%$	6	$p_o=99\%$ $p_u=45\%$
B		7	$p_o=69\%$ $p_u=18\%$	3	$p_o=43\%$ $p_u=3\%$	1	$p_o=55\%$ $p_u=1\%$
C		8	$p_o=75\%$ $p_u=25\%$	5	$p_o=57\%$ $p_u=10\%$	0	$p_o=38\%$ $p_u=0\%$
		n=16		n=17		n=7	

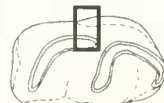
Tab. 83: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den unteren Molaren  $M_1$ - $M_3$  von *Plesiaceratherium fablbuschi*.








- A Das linguale Cingulum fehlt.
- B Das linguale Cingulum ist als schwacher Riegel nur am Ausgang der Trigonidgrube etwas oberhalb der Schmelzbasis vorhanden.
- C Das linguale Cingulum ist als schwacher Riegel nur am Ausgang der Talonid- und Trigonidgrube etwas oberhalb der Schmelzbasis vorhanden.

Merkmalsausprägung	Schema	$M_3$		$M_2$		$M_1$	
		K		K		K	
A		7	$p_o=53\%$ $p_u=13\%$	10	$p_o=98\%$ $p_u=68\%$	9	$p_o=92\%$ $p_u=37\%$
B		15	$p_o=86\%$ $p_u=45\%$	1	$p_o=28\%$ $p_u=1\%$	4	$p_o=61\%$ $p_u=8\%$
		n=22		n=11		n=13	

Tab. 84: Merkmalskomplex: labiale Furche an den unteren Molaren  $M_1$ - $M_3$  von *Plesiaceratherium fablbuschi*.




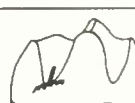
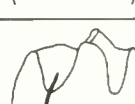
- A Die labiale Furche zwischen Trigonid und Talonid ist U-förmig und flach ausgebildet.
- B Die labiale Furche zwischen Trigonid und Talonid ist V-förmig und tief ausgebildet.

Merkmalsausprägung	Schema	M <sub>3</sub>		M <sub>2</sub>		M <sub>1</sub>	
		K		K		K	
A		4	p <sub>o</sub> =40% 18% p <sub>u</sub> =5%	4	p <sub>o</sub> =43% 20% p <sub>u</sub> =6%	0	p <sub>o</sub> =27% 0% p <sub>u</sub> =0%
B		8	p <sub>o</sub> =57% 36% p <sub>u</sub> =17%	9	p <sub>o</sub> =68% 45% p <sub>u</sub> =23%	5	p <sub>o</sub> =72% 42% p <sub>u</sub> =15%
C		1	p <sub>o</sub> =22% 5% p <sub>u</sub> =0%	0	p <sub>o</sub> =17% 0% p <sub>u</sub> =0%	0	p <sub>o</sub> =27% 0% p <sub>u</sub> =0%
D		8	p <sub>o</sub> =57% 36% p <sub>u</sub> =17%	7	p <sub>o</sub> =58% 35% p <sub>u</sub> =16%	7	p <sub>o</sub> =84% 58% p <sub>u</sub> =27%
E		1	p <sub>o</sub> =22% 5% p <sub>u</sub> =0%	0	p <sub>o</sub> =17% 0% p <sub>u</sub> =0%	0	p <sub>o</sub> =27% 0% p <sub>u</sub> =0%
		n=22		n=20		n=12	

Tab. 84: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den unteren Molaren M<sub>1</sub>-M<sub>3</sub> von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

- A Das labiale Cingulum fehlt.
- B Das labiale Cingulum ist nur in der Außenturche zwischen Talonid und Trigonid etwas oberhalb der Schmelzbasis als Riegel ausgebildet.
- C Das labiale Cingulum ist als deutlich gerunzelter Saum ca. 0,5 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, fehlt aber im Bereich des Trigonids.
- D Das labiale Cingulum ist als deutlich gerunzelter Saum ca. 0,5 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, fehlt aber im Bereich des Talonids.
- E Das labiale Cingulum ist als deutlich gerunzelter Saum ca. 0,5 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.



Merkmalsausprägung	Schema	M <sub>3</sub>		M <sub>2</sub>		M <sub>1</sub>	
		K		K		K	
A		9	p <sub>o</sub> =66% 43% p <sub>u</sub> =21%	12	p <sub>o</sub> =89% 71% p <sub>u</sub> =42%	6	p <sub>o</sub> =97% 75% p <sub>u</sub> =35%
B		10	p <sub>o</sub> =70% 48% p <sub>u</sub> =25%	5	p <sub>o</sub> =57% 29% p <sub>u</sub> =10%	2	p <sub>o</sub> =65% 25% p <sub>u</sub> =3%
C		2	p <sub>o</sub> =30% 9% p <sub>u</sub> =1%	0	p <sub>o</sub> =21% 0% p <sub>u</sub> =0%	0	p <sub>o</sub> =37% 0% p <sub>u</sub> =0%
		n=21		n=17		n=8	

Tab. 86: Merkmalskomplex: Talonidgrube an den unteren Molaren M<sub>1</sub>-M<sub>3</sub> von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

- A Die Rinne in der Talonidgrube liegt höher als die Schmelzbasis.
- B Die Rinne in der Talonidgrube liegt höher als die Schmelzbasis und endet im lingualen Cingulum.
- C Die Rinne in der Talonidgrube läuft lingual in Höhe der Schmelzbasis aus.



3.2.9 Untere Prämolaren

Materialliste der 93 unteren Prämolaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

- 17 P<sub>4</sub> BSP 1959 II 3411-3413, 3447, 3450-3453, 3455, 3457, 3463, 3465, 3469, 3470-3472
- 13 P<sub>4</sub> BSP 1959 II 3448, 3449, 3458-3462, 3464, 3466-3468, 3474, 3712 (fragm.)

- 13 P<sub>3</sub> BSP 1959 II 3404, 3406, 3407, 3409, 3410, 3415-3418, 3420, 3421, 3423, 4349
- 7 P<sub>3</sub> BSP 1959 II 3405, 3408, 3414, 3419, 3422, 3424, 3454 (fragm.)
- 19 P<sub>2</sub> BSP 1959 II 3378, 3382, 3383, 3385-3393, 3395, 3396, 3398, 3399, 3401, 4350, 4393
- 12 P<sub>2</sub> BSP 1959 II 3379-3381, 3384, 3394, 3397, 3400, 3402, 3403, 3443, 4372, 4408 (fragm.)
- 11 P<sub>1</sub> BSP 1959 II 3369, 3371-3377, 3713, 4368, 4404
- 1 P<sub>1</sub> BSP 1959 II 3370 (fragm.)

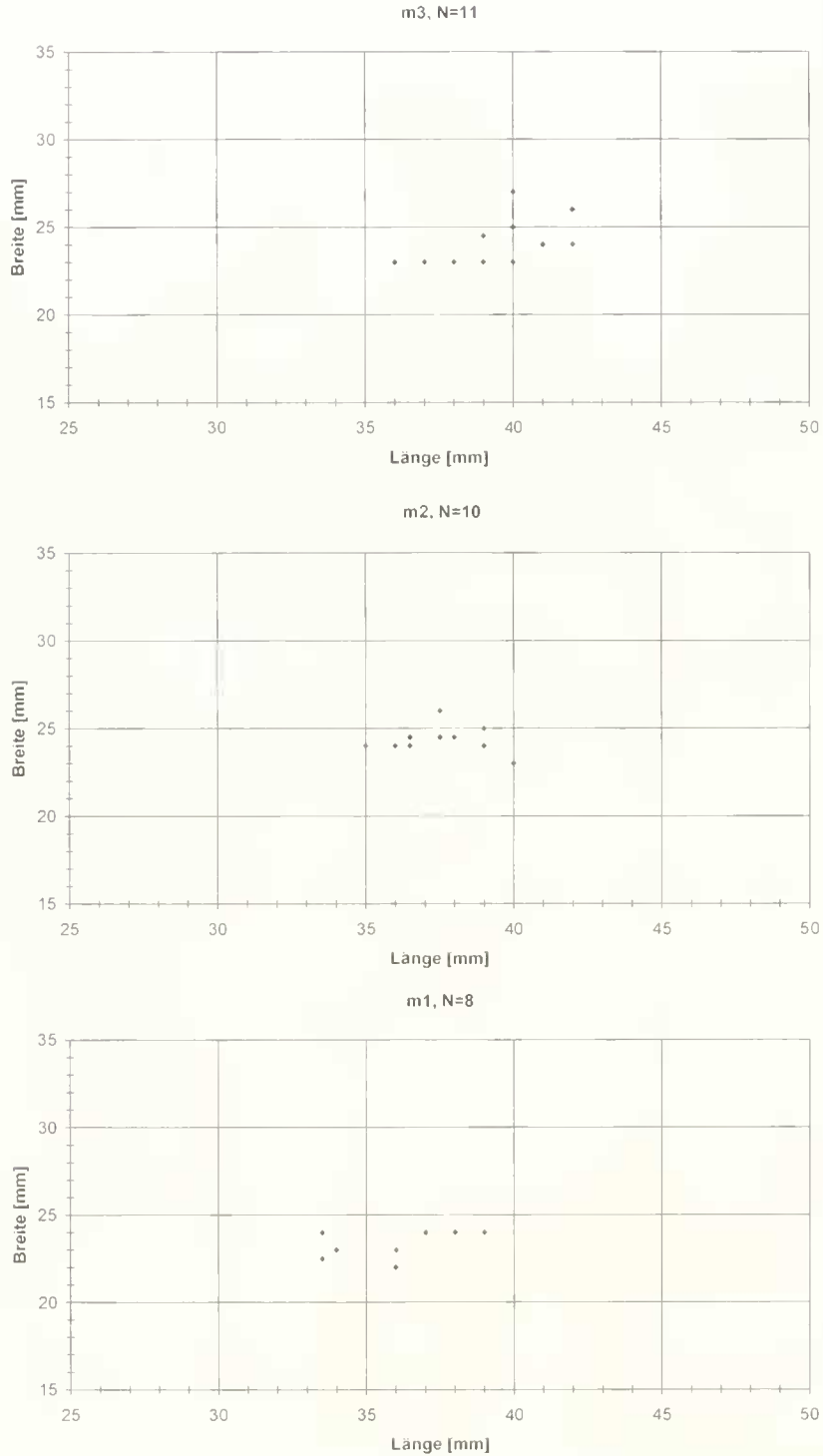


Abb. 74: Streudiagramme zur Breite und Länge der unteren Molaren von *Plesiacera-therium jablbuschi*: Die unteren Molaren – besonders M<sub>1</sub> und M<sub>2</sub> – lassen sich anhand der metrischen Merkmale nicht gut unterscheiden; die Längenwerte streuen stärker, die Breitenwerte sind einheitlicher.

Morphologische Merkmale und Variabilität am  $P_3$  (Taf. 5, Fig. 11-15) und  $P_4$  (Taf. 5, Fig. 16-20) von *Plesiaceratherium fablbuschi* (Tab. 87-90)

Gemeinsamkeiten: Das posteriore Cingulum ist bei allen Zähnen deutlich entwickelt und verläuft von postero-labial etwas oberhalb der Basis schräg bis auf halbe Höhe des Zahnes, wo es sichelförmig ausläuft. Das posteriore Cingulum ist an der hinteren Zahnseite meist stark durch Druckusur abgenutzt und kann ohne Unterbrechung in das labiale Cingulum übergehen. Ein anteriores Cingulum ist ebenfalls immer als markanter Saum vorhanden, der schräg, etwas oberhalb der Basis des Paraconids und etwas schwächer an der Basis des

Paralophids Richtung Kaufläche zieht, wobei etwa auf halber Höhe der anterioren Zahnseite beide Cingulumsäume halbmondförmig zusammenlaufen. Auch das anteriore Cingulum ist am Paralophid durch die Druckusur des Nachbarzahnes meist stark abgenutzt.

Das linguale Cingulum ist fast immer in Form von zwei kleinen kurzen Riegeln am Ausgang der Talonid- und Trigonidgrube ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis entwickelt, gelegentlich fehlt es ganz. Eine Entoconidrinne ist nie ausgebildet. Die Rinne in der Talonidgrube endet bei den meisten Zähnen im linguale Cingulum-Riegel; sofern dieser fehlt, endet sie weit oberhalb der Basis.

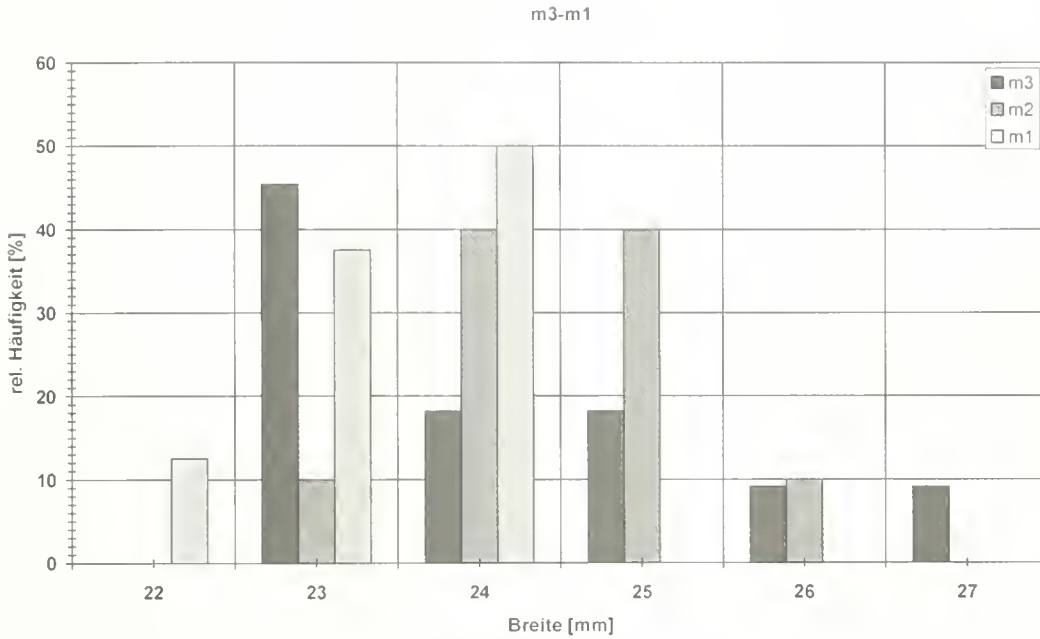


Abb. 75: Häufigkeitsverteilung zur Breite der unteren Molaren von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

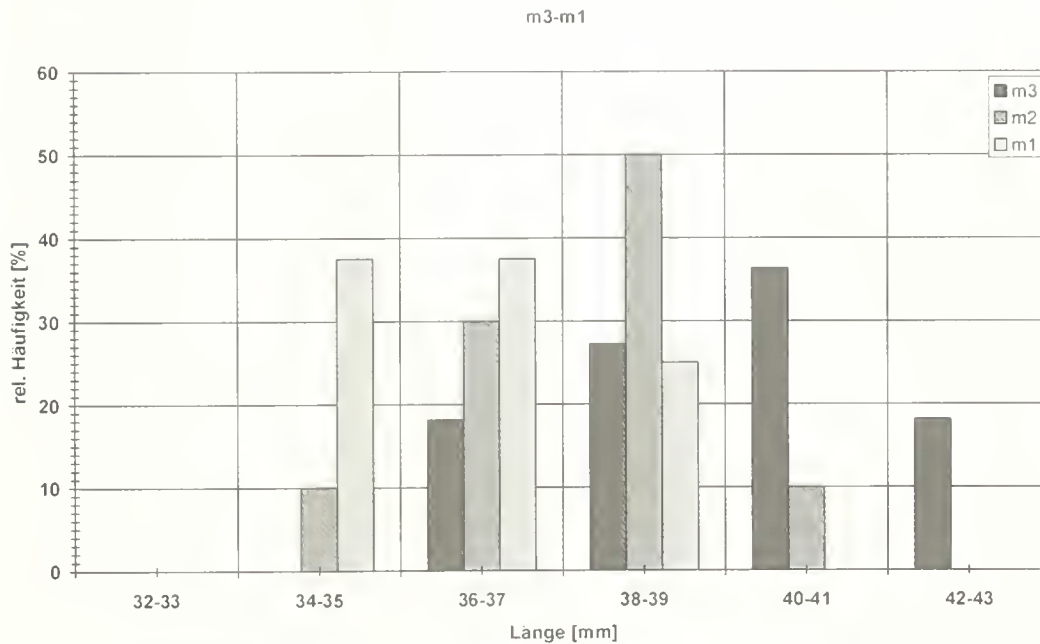
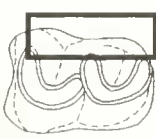
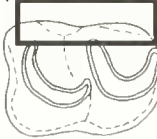


Abb. 76: Häufigkeitsverteilung zur Länge der unteren Molaren von *Plesiaceratherium fablbuschi*.


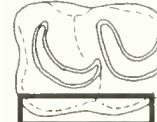
Merkmals- ausprägung	Schema	P <sub>3</sub>		P <sub>4</sub>	
		K		K	
A		3	p <sub>o</sub> =43% 18% p <sub>u</sub> =3%	5	p <sub>o</sub> =42% 20% p <sub>u</sub> =7%
B		14	p <sub>o</sub> =97% 82% p <sub>u</sub> =56%	20	p <sub>o</sub> =93% 80% p <sub>u</sub> =58%
		n=17		n=25	

Tab. 87: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den unteren Prämolaren P<sub>3</sub> und P<sub>4</sub> von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

- A Das linguale Cingulum fehlt.
- B Das linguale Cingulum ist nur als zarter Riegel am Ausgang der Talonid- und Trigonidgrube ca. 1 cm über der Schmelzbasis ausgebildet.

Merkmals- ausprägung	Schema	P <sub>3</sub>		P <sub>4</sub>	
		K		K	
A		0	p <sub>o</sub> =22% 0% p <sub>u</sub> =0%	4	p <sub>o</sub> =42% 19% p <sub>u</sub> =5%
B		3	p <sub>o</sub> =47% 20% p <sub>u</sub> =5%	3	p <sub>o</sub> =37% 14% p <sub>u</sub> =3%
C		2	p <sub>o</sub> =38% 13% p <sub>u</sub> =2%	3	p <sub>o</sub> =37% 14% p <sub>u</sub> =3%
D		4	p <sub>o</sub> =53% 27% p <sub>u</sub> =8%	5	p <sub>o</sub> =47% 24% p <sub>u</sub> =8%
E		6	p <sub>o</sub> =67% 40% p <sub>u</sub> =17%	6	p <sub>o</sub> =52% 29% p <sub>u</sub> =11%
		n=15		n=21	

Tab. 88: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den unteren Prämolaren P<sub>3</sub> und P<sub>4</sub> von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

- A Das labiale Cingulum ist nur als Riegel in der Außenfurche zwischen Talonid und Trigonid ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.
- B Das labiale Cingulum ist als deutlich gerunzelter Saum ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, fehlt aber im Bereich des Trigonids.
- C Das labiale Cingulum ist als deutlich gerunzelter Saum ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, fehlt aber im Bereich des Talonids.
- D Das labiale Cingulum ist als gerunzelter Saum nur postero-labial und antero-labial ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.
- E Das labiale Cingulum ist als durchgehender, deutlich gerunzelter Saum ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.

Unterschiede: Der letzte untere Pramolar ist deutlich kürzer als der M<sub>1</sub>; Talonid und Trigonid sind – im Gegensatz zu den Molaren – gleich lang. Außen- und Innenschenkel des Metalophids sind spitzwinklig geknickt. Der kurze Außenschenkel des Hypolophids bildet mit dem Innenschenkel nahezu einen rechten Winkel. Der P<sub>1</sub> ist etwas kürzer als der P<sub>3</sub> und im vorderen Teil verschmälert. Das Paralophid bildet nur noch einen kurzen Haken, der nicht oder nur ganz leicht nach lingual umbiegt. Innen- und Außenschenkel des Hypolophids bilden einen spitzen, selten einen rechten Winkel; Innen- und Außenschenkel des Metalophids sind im stumpfen Winkel geknickt. Das Trigonid ist immer länger als das Talonid ausgebildet.

Ein labiales Cingulum ist am P<sub>4</sub> immer vorhanden, aber sehr variabel, ca. 1 cm oberhalb der Schmelzbasis, ausgebildet: oft als durchgehender oder nur postero-labial und antero-labial deutlich gerunzelter Saum. Es kann auch nur als Riegel in der

Außenturche zwischen Talonid und Trigonid oder als deutlich gerunzelter Saum nur im Bereich des Trigonids oder nur im Bereich des Talonids entwickelt sein. Das labiale Cingulum ist am P<sub>1</sub> wie bei P<sub>3</sub> sehr variabel immer als gerunzelter Saum weit oberhalb der Basis ausgebildet: meist als durchgehende Leiste entlang der gesamten Außenseite, oft auch nur postero-labial und antero-labial als kurze Leisten oder nur im Talonid- oder nur im Trigonidbereich.

Die labiale Furche ist am P<sub>4</sub> leicht nach vorn geneigt und bei den meisten Zähnen U-förmig und weit; sie beginnt etwas oberhalb der Basis bzw. am labialen Cingulum (sofern vorhanden) und verläuft bis zur Kaufläche. Die Außenfurche ist am P<sub>3</sub> schwächer als bei P<sub>4</sub> nach vorn geneigt, beginnt meist am labialen Cingulum und verläuft weit und U-förmig bis zur Kaufläche; nur bei wenigen Zähnen ist sie markant, V-förmig, aber nicht tief entwickelt.

Merkmalsausprägung	Schema	P <sub>3</sub>		P <sub>4</sub>	
		K		K	
A		8	p <sub>o</sub> =77% 53% p <sub>u</sub> =23%	15	p <sub>o</sub> =81% 62,5% p <sub>u</sub> =40%
B		7	p <sub>o</sub> =72% 47% p <sub>u</sub> =21%	9	p <sub>o</sub> =58% 37,5% p <sub>u</sub> =18%
		n=15		n=24	



Tab. 89: Merkmalskomplex: labiale Furche an den unteren Pramolaren P<sub>3</sub> und P<sub>4</sub> von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

- A Die labiale Furche zwischen Talonid und Trigonid ist U-förmig und weit.
- B Die labiale Furche zwischen Talonid und Trigonid ist V-förmig und tief.

Merkmalsausprägung	Schema	P <sub>3</sub>		P <sub>4</sub>	
		K		K	
A		5	p <sub>o</sub> =72% 42% p <sub>u</sub> =15%	10	p <sub>o</sub> =67% 45% p <sub>u</sub> =23%
B		7	p <sub>o</sub> =84% 58% p <sub>u</sub> =27%	12	p <sub>o</sub> =75% 55% p <sub>u</sub> =31%
		n=12		n=22	



Tab. 90: Merkmalskomplex: Talonidgrube an den unteren Prämolaren P<sub>3</sub> und P<sub>4</sub> von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

- A Die Rinne in der Talonidgrube endet höher als die Schmelzbasis.
- B Die Rinne in der Talonidgrube endet höher als die Schmelzbasis im lingualen Cingulum.

Rund um den gesamten  $P_4$  – jedoch vorwiegend auf der Außenseite – ist eine ganz schwache Horizontalstreifung und eine deutliche senkrechte Riefung erkennbar. Eine Horizontalstreifung ist an der Außenseite des  $P_1$  nicht erkennbar; die senkrechte Riefung ist jedoch an der Externseite deutlich sichtbar.

Morphologische Merkmale und Variabilität am  $P_2$   
(Taf. 5, Fig. 21-25)

Der zweite untere Prämolare (Taf. 5, Fig. 21-25) ist kürzer und deutlich schmaler als die hinteren Zähne und besonders im vorderen Teil deutlich reduziert: ein Paralophid ist nicht mehr vorhanden, das Trigonid setzt sich deshalb nur aus einem in Längserstreckung des Kiefers liegenden Außen- und einem im stumpfen Winkel am Protoconid abgeknickten, nach hinten gebogenen Innenschenkel zusammen. Das Trigonid ist stets länger als das Talonid. Das Talonid besteht aus einem sehr kurzen Hypolophid-Außenschenkel und einem dazu rechtwinklig geknickten längeren Innenschenkel; der Zahn ist anterior spitz, posterior breit zugerundet.

Eine Trigonidgrube ist als solche nicht mehr ausgebildet; oft ist nur noch eine flache, längliche Eindellung erkennbar oder eine mehr oder weniger tiefe, aber weite und U-förmige Furche. Die Talonidgrube ist eng mit einer kurzen Rinne, die weit oberhalb der Basis oder im lingualen Cingulum endet.

Das linguale Cingulum ist meist nur als kleiner, kurzer Riegel am Ausgang der Talonidgrube entwickelt. Das labiale Cingulum ist fast immer als starke, durchgehende und deutlich gerunzelte Leiste ausgebildet, die hoch über der Schmelzbasis liegt und oft ohne Unterbrechung in das anteriore und posteriore Cingulum übergeht; gelegentlich ist das Außencingulum auch nur in der labialen Furche vorhanden. Das anteriore Cingulum zieht vom labialen Cingulum aus schräg bis auf halbe Höhe der anterioren Zahnseite; gelegentlich ist auch von antero-lingual ein schräger, aber schwächerer Cingulum-Saum entwickelt, der mit dem antero-labialen zusammenläuft. Das posteriore Cingulum ist immer kräftig als halbmondförmiger Saum vorhanden, aber durch die Druckusur des nachfolgenden  $P_3$ , ebenso wie die Wand oberhalb des Cingulums, stark abgenutzt.

Die schwache Außenfurche ist etwas nach vorn geneigt und erstreckt sich oberhalb des labialen Cingulums flach und breitgerundet, etwas unterhalb der Kaufläche tiefer und V-förmig.

Auf der Außenseite ist bei einigen Zähnen eine flache, mehr oder weniger deutliche Paraconidfurche entwickelt, die sich oberhalb des Außencingulums bis zur Kaufläche erstreckt. Eine Entoconidrinne ist nie vorhanden; eine Horizontalstreifung nicht erkennbar, dafür aber eine senkrechte Riefung – besonders an der Außenseite – deutlich ausgeprägt.

Morphologische Beschreibung des  $P_1$   
(Taf. 6, Fig. 1-4; Taf. 8, Fig. 2-3)

Der erste Prämolare ist – wie im Oberkiefer – der kleinste Zahn mit stark reduziertem Kronenmuster (Taf. 6, Fig. 1-4; Taf. 8, Fig. 2-3); er ist jedoch im Vergleich zum  $P_1$  von *Prosantorhinus germanicus* wesentlich größer. Er erscheint ebenfalls kurz nach den Milchzähnen und fällt auch früh wieder aus, wonach die Alveole wieder zuwächst. Der Zahn sitzt immer unterhalb der Kaufläche der übrigen Zähne und ist deshalb meist nicht oder nur ganz gering an der Spitze abgekaut. Der  $P_1$  ist einspitzig, lang und vorne etwas schmaler als hinten. Eine Längskante, bestehend aus dem Paraconid- und Hypolophid-Außenschenkel verläuft von vorn nach hinten über den gesamten Zahn; das Protoconid bildet den höchsten Punkt des Zahnes. Eine Trigonidgrube ist nur noch okklusal ganz schwach angedeutet, da der Protoconid-Innenschenkel völlig reduziert ist, bzw. gelegentlich nur noch ein ganz kurzes Häkchen bildet.

Das Talonid ist noch deutlich entwickelt, die Talonidgrube jedoch schmal und eng, ohne Rinne, aber nach lingual ganz geschlossen. Vom höchsten Punkt des Zahnes laufen zwei mehr oder weniger starke Außenfurchen in spitzem Winkel divergierend bis fast zur Schmelzbasis. Anterior ist ein kurzes, schwaches Cingulum etwas oberhalb der Basis vorhanden; lingual und labial fehlt es bzw. ist postero-lingual am Ausgang der Talonidgrube als kleiner Riegel ausgebildet.

Außen und innen ist eine feine senkrechte Riefung erkennbar; die Wurzel ist in beiden Richtungen schmaler als die Krone, labial konvex, lingual eben und insgesamt nur schwach nach außen gebogen. Die Wurzel ist einwurzelig, endet terminal gerade und kann lingual eine Furche tragen.

Wie im Oberkiefer gibt es auf dieser Zahnposition nur einen Zahn; der  $D_1$  wird nicht ausgebildet. Von *Plesiaceratherium fablbuschi* liegen einige isolierte  $P_1$  vor, jedoch nur ein Unterkiefer mit dem ersten Pramolare in situ.

Variabilität der unteren Pramolaren ( $P_1$ - $P_4$ ) von *Plesiaceratherium fablbuschi*  
(Tab. 91-92, Abb. 77-79)

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{v}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{v}}$ [mm]	$V_{\bar{v}}$ [%]
$P_1$	11	12,0	17,0	5,0	14,2	1,9	13,1	0,56	3,9
$P_2$	20	25,0	31,0	6,0	27,0	2,2	8,3	0,50	1,9
$P_3$	14	29,0	39,0	10,0	31,9	5,2	16,3	1,38	4,3
$P_4$	19	32,0	37,0	5,0	34,1	3,7	10,9	0,85	2,5

Tab. 91: Statistische Kenngrößen zur Länge der unteren Pramolaren ( $P_1$ - $P_4$ ) von *Plesiaceratherium fablbuschi*.



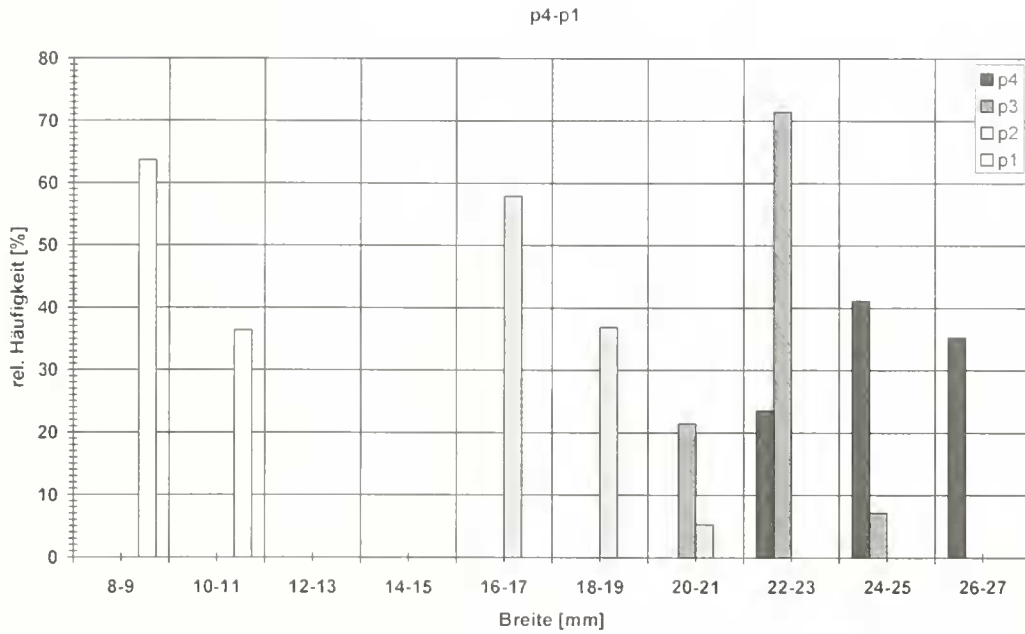


Abb. 77: Häufigkeitsverteilung zur Breite der unteren Prämolaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

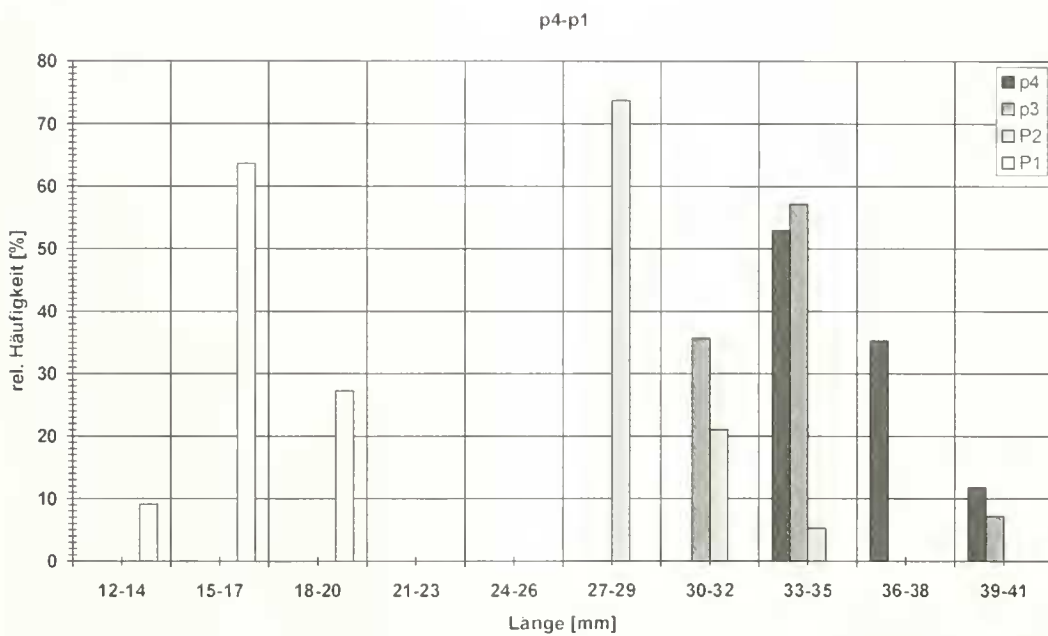


Abb. 78: Häufigkeitsverteilung zur Länge der unteren Prämolaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
P <sub>1</sub>	12	7,5	9,0	1,5	8,2	1,2	14,7	0,35	4,2
P <sub>2</sub>	25	14,5	27,0	12,5	16,8	2,9	17,1	0,57	3,4
P <sub>3</sub>	17	19,0	23,0	4,0	21,1	1,4	6,5	0,33	1,6
P <sub>4</sub>	22	21,0	26,0	5,0	24,0	1,5	6,3	0,32	1,3

Tab. 92: Statistische Kenngrößen zur Breite der unteren Prämolaren (P<sub>1</sub>-P<sub>4</sub>) von *Plesiaceratherium fahlbuschi*.

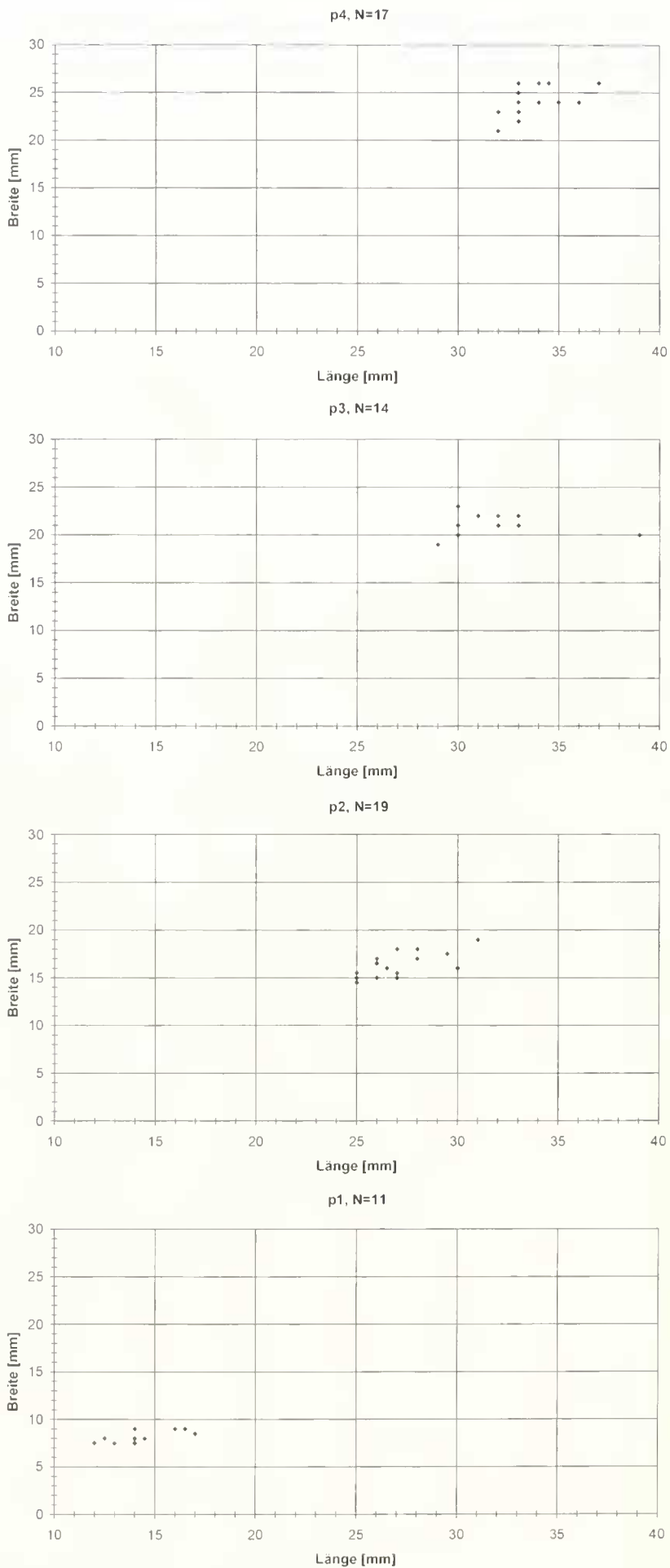


Abb. 79: Streudiagramme zur Breite und Länge der unteren Premolaren von *Plestacatherium fahlbuschi*: Die unteren Premolaren lassen sich durch die metrischen Merkmale deutlich unterscheiden; die Werte streuen stärker in der Länge und sind in der Breite recht konstant.

## 3.2.10 Untere lakteale Pramolaren

Materialliste der 77 unteren laktealen Pramolaren (Anzahl, Zahnposition, Slg.-Nr.):

- 13 D<sub>1</sub> BSP 1959 II 3153, 3156-3160, 3162, 3164-3165, 3430, 3436, 4354, 4370  
 10 D<sub>4</sub> BSP 1959 II 3152, 3154, 3155, 3161, 3163, 3429, 3431, 3432, 4355, 4399 (fragm.)  
 12 D<sub>1</sub> BSP 1959 II 3126, 3131-3133, 3135, 3142, 3147, 4348, 4365a, 4371, 4374, 4375  
 25 D<sub>1</sub> BSP 1959 II 3125, 3127, 3129, 3130, 3134, 3138-3141, 3143-3146, 3148, 3150, 3434, 3435, 3437, 4379, 4380, 4385, 4386, 4397, 4403, 4412 (fragm.)  
 11 D<sub>2</sub> BSP 1959 II 3113, 3115, 3117-3121, 3123, 3710, 4369, 4390  
 6 D<sub>2</sub> BSP 1959 II 3114, 3116, 3124, 3433, 4358, 4382 (fragm.)

Morphologische Merkmale und Variabilität am D<sub>1</sub>

Wie bei *Prosantorhynchus germanicus*, so ist auch bei *Plesiaceratherium fablbuschi* der letzte lakteale Prämolare (Taf. 6, Fig. 5-8) der größte und vom morphologischen Aufbau als einziger Milchzahn den Molaren analog; er ist jedoch deutlich schmaler, kürzer und niedriger. Das Talonid ist stets etwas länger als das Trigonid. Innen- und Außenschenkel des Metalophids sind im stumpfen Winkel geknickt, wobei der kürzere Innenschenkel nach hinten gestreckt ist; der Außenschenkel liegt gelegentlich genau parallel zur Längserstreckung des Kiefers, meist ist er jedoch nach antero-lingual ausgerichtet. Das Paralophid ist weit nach lingual eingedreht, aber immer nur einästig ausgebildet; eine Paralophidgrube ist deshalb nie vorhanden.

Der kurze Hypolophid-Außenschenkel und der lange, weit nach hinten gestreckte Innenschenkel sind in einem noch größeren stumpfen Winkel geknickt. Eine Protoconidfalte ist bei den meisten Zähnen ausgebildet und springt schwach gerundet in die Trigonidgrube vor; eine Entoconidrinne fehlt immer. Bei frischen Zähnen fällt der Außenschenkel des Hypolophids schwach nach vorn ab.

Das anteriore Cingulum ist bei allen Zähnen als deutlicher Saum ausgebildet, der schräg, etwas oberhalb der Schmelzbasis des Paraconids ansetzt und bis etwa auf halbe Höhe der anterioren Zahnseite zieht; gelegentlich geht das anteriore Cingulum direkt in das labiale Cingulum über. Die Wand oberhalb des anterioren Cingulums und manchmal auch das anteriore Cingulum selbst sind gelegentlich schwach durch Druckusur des vorangehenden D<sub>3</sub> abgenutzt, jedoch deutlich schwächer als bei den adulten Zähnen, da die Milchzähne viel kürzer in Gebrauch sind. Ein posteriores Cingulum ist auch stets als markante Leiste erkennbar, die sich etwas oberhalb der Basis schräg von postero-labial bis auf halbe Höhe des Zahnes erstreckt. Das hintere Cingulum ist nie oder nur ganz schwach durch Druckusur abgenutzt, da der D<sub>4</sub> der letzte lakteale Zahn im Unterkiefer ist und nur kurze Zeit mit dem nachfolgenden M<sub>1</sub> zusammen auftritt.

Ein linguales Cingulum fehlt bei fast allen Zähnen; ganz selten kann es als schwacher Riegel etwas oberhalb der Schmelzbasis am Ausgang der Talonid- und/oder Trigonidgrube ausgebildet sein. Eine Wachstumsrinne etwas oberhalb der Basis tritt an der dafür prädestinierten Externseite nie auf. Das labiale Cingulum ist immer vorhanden, aber sehr variabel oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet: meist als Riegel in der Außenfurche zwischen Trigonid und Talonid und als Saum

im anterioren Bereich des Trigonids und posterioren Bereich des Talonids; gelegentlich nur im anterioren Bereich des Trigonids und posterioren Bereich des Talonids oder als Saum nur im Bereich des Trigonids; seltener als durchgehender Saum entlang der gesamten Außenseite.

Eine Horizontalstreifung ist nicht erkennbar, dafür aber an der posterioren und labialen Zahnseite eine mehr oder weniger starke senkrechte Riefung ausgebildet. Die Außenfurche ist leicht nach vorn geneigt und immer weit, U-förmig und flach vom Außeningulum bis zur Kaufläche entwickelt. Die Trigonidgrube liegt hoch über der Basis mit steil abfallenden Wänden; die Talonidgrube ist weiter mit einer kurzen Rinne, die oberhalb der Schmelzbasis endet.

Morphologische Merkmale und Variabilität am D<sub>4</sub>

Der D<sub>4</sub> (Taf. 6, Fig. 9-15) ist deutlich schmaler, aber nur wenig kürzer als der letzte Milchzahn. Der lange Außenschenkel des Metalophids und der kurze des Hypolophids liegen parallel zur Längserstreckung des Kiefers; der kurze Metalophid-Innenschenkel und der längere des Hypolophids sind stark nach hinten gerichtet, so daß zwei stumpfe Winkel entstehen.

Talonid und Trigonid sind gleich lang; bei frischen Zähnen fällt der Außenschenkel des Hypolophids schwach nach vorn ab. Im Gegensatz zu *Prosantorhynchus germanicus*, wo im vorderen Zahnbereich das Paralophid fast immer zweiästig ausgebildet ist, ist es am D<sub>4</sub> von *Plesiaceratherium fablbuschi* meist nicht gespalten; nur vereinzelt tritt ein zweiästiges, an einem Zahn sogar ein dreiästiges Paralophid mit einer kleinen Paralophidgrube auf.



Ein anteriores Cingulum ist an allen Zähnen als deutliche Leiste erkennbar, die sich etwas oberhalb der Schmelzbasis des Paraconids bis auf halbe Höhe der anterioren Zahnseite erstreckt; selten ist es oberhalb der Basis von Paraconid und Paralophid ausgebildet. Das anteriore Cingulum ist anterior nur geringfügig durch Druckusur abgenutzt. Oft geht das vordere Cingulum direkt in das labiale Cingulum über. Das posteriore Cingulum ist ebenfalls immer als markante Leiste entwickelt, die etwas oberhalb der Basis von postero-labial bis auf halbe Höhe des Zahnes zieht.

Ein linguales Cingulum fehlt bei den meisten Zähnen, selten ist es am Ausgang von Talonid- und Trigonidgrube, gelegentlich auch nur am Ausgang der Trigonidgrube als schwacher Riegel etwas oberhalb der Basis ausgebildet. Auch ein labiales Cingulum ist meist nicht vorhanden, es kann jedoch als Saum nur im anterioren Bereich des Trigonids und im posterioren Bereich des Talonids etwas oberhalb der Basis entwickelt sein und geht dann direkt in das anteriore und posteriore Cingulum über.

Die Trigonidgrube ist weit mit einer bei allen Zähnen deutlich ausgebildeten Protoconidfalte, die okklusal breit-gerundet verläuft und basal keilförmig und zugespitzt endet. Die Talonidgrube ist noch etwas weiter mit flachen Wänden und einer kurzen Rinne, die oberhalb der Basis endet.

Die Außenfurche ist deutlich nach vorn gekippt und meist weit und U-förmig, selten V-förmig, aber nicht tief ausgebildet. Rund um den ganzen Zahn, besonders jedoch an der Externseite, ist eine deutliche senkrechte Riefung erkennbar; eine Entoconidrinne fehlt immer.



Variabilität morphologischer Merkmale der unteren laktealen Prämolaren ( $D_3, D_4$ ) von *Plesiaceratherium fablbuschi* (Tab. 93-96)

Merkmals- ausprägung	Schema	$D_4$		$D_3$	
		K		K	
A		15	$p_o=100\%$ <b>100%</b> $p_u=77\%$	8	$p_o=86\%$ <b>62%</b> $p_u=31\%$
B		0	$p_o=22\%$ <b>0%</b> $p_u=0\%$	5	$p_o=69\%$ <b>38%</b> $p_u=13\%$
		n=15		n=13	

Tab. 93: Merkmalskomplex: Parolophid an den unteren laktealen Prämolaren  $D_3$  und  $D_4$  von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

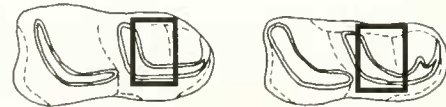
- A Das Parolophid ist 1-ästig ausgebildet.  
B Das Parolophid ist 2-ästig ausgebildet mit einer Parolophidgrube.



Merkmals- ausprägung	Schema	$D_4$		$D_3$	
		K		K	
A		3	$p_o=57\%$ <b>25%</b> $p_u=6\%$	1	$p_o=37\%$ <b>8%</b> $p_u=0\%$
B		9	$p_o=94\%$ <b>75%</b> $p_u=43\%$	12	$p_o=100\%$ <b>92%</b> $p_u=62\%$
		n=12		n=13	

Tab. 94: Merkmalskomplex: Protoconidfalte an den unteren laktealen Prämolaren  $D_3$  und  $D_4$  von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

- A Eine Protoconidfalte ist nicht ausgebildet.  
B Eine Protoconidfalte ist ausgebildet.



## Tafel 6

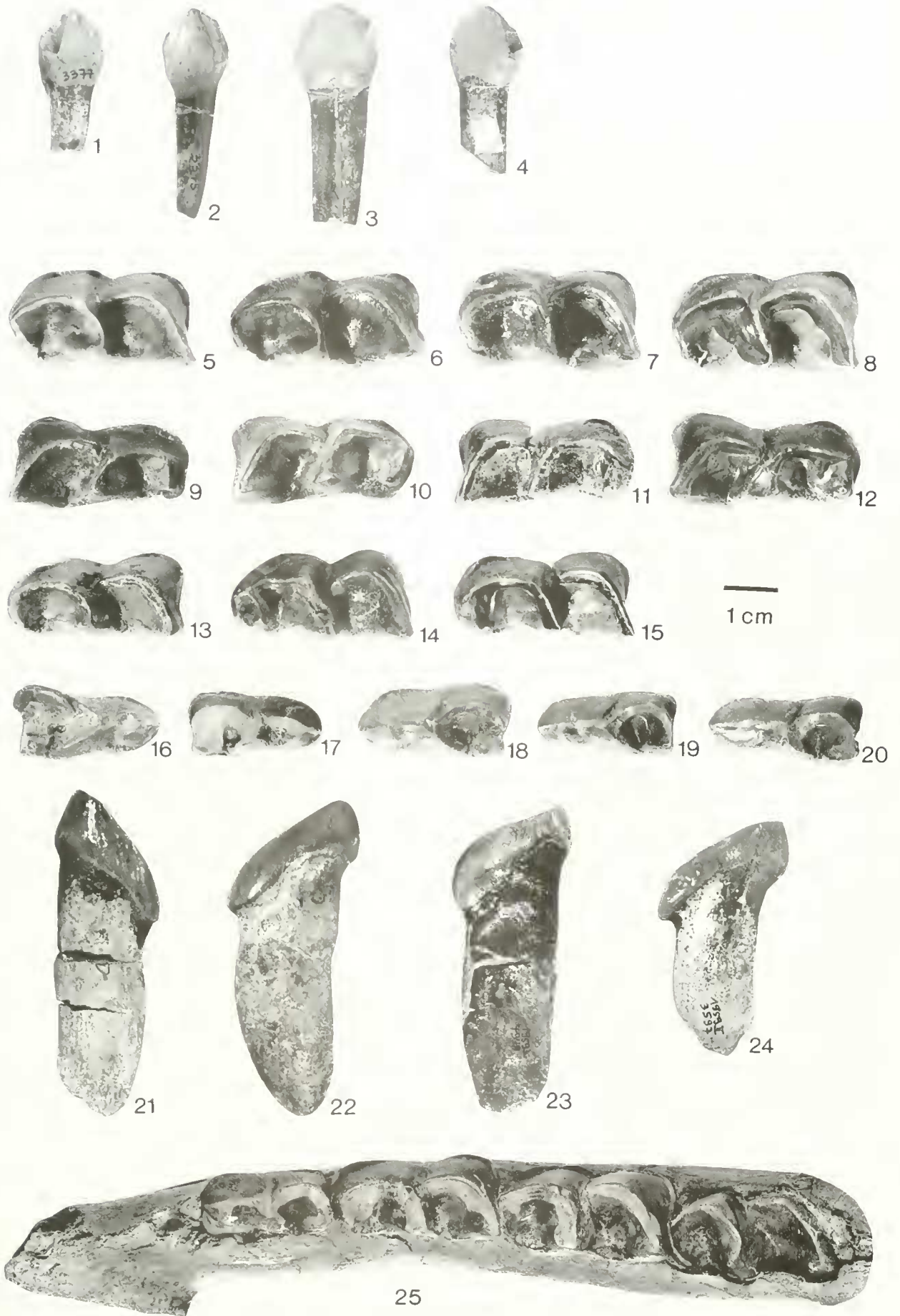
### *Plesiaceratherium fablbuschi* (HEISSIG, 1972)

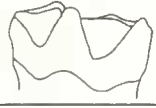

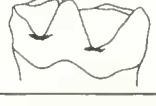
Darstellung 1:1, Abb. 5-20 und 25 okklusale Ansicht, Externseite zeigt nach oben bei Abb. 5-20 und 25.

- Fig. 1:  $P_1$  sin, BSP 1959 II 3377, linguale Ansicht.  
Fig. 2:  $P_1$  dex, BSP 1959 II 3375, labiale Ansicht.  
Fig. 3:  $P_1$  dex, BSP 1959 II 3373, linguale Ansicht, gespaltene Wurzel (!).  
Fig. 4:  $P_1$  dex, BSP 1959 II 3372, linguale Ansicht.  
Fig. 5:  $D_4$  dex, BSP 1959 II 4370.  
Fig. 6:  $D_4$  dex, BSP 1959 II 3158.  
Fig. 7:  $D_4$  dex, BSP 1959 II 3160.  
Fig. 8:  $D_4$  dex, BSP 1959 II 3159.

- Fig. 9:  $D_3$  sin, BSP 1959 II 4365.  
Fig. 10:  $D_3$  sin, BSP 1959 II 3126.  
Fig. 11:  $D_3$  sin, BSP 1959 II 3132.  
Fig. 12:  $D_3$  sin, BSP 1959 II 3131.  
Fig. 13:  $D_3$  dex, BSP 1959 II 3142.  
Fig. 14:  $D_3$  dex, BSP 1959 II 3151.  
Fig. 15:  $D_3$  dex, BSP 1959 II 3147.  
Fig. 16:  $D_2$  sin, BSP 1959 II 3119.  
Fig. 17:  $D_2$  sin, BSP 1959 II 3113.  
Fig. 18:  $D_2$  dex, BSP 1959 II 3120.  
Fig. 19:  $D_2$  dex, BSP 1959 II 4369.  
Fig. 20:  $D_2$  dex, BSP 1959 II 3122.

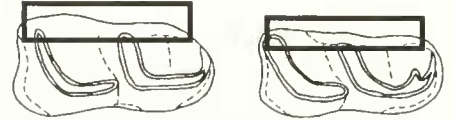
- Fig. 21:  $I^1$  sin, Männchen ?, BSP 1959 II 3600, linguale Ansicht.  
Fig. 22:  $I^1$  sin, Männchen ?, BSP 1959 II 402, labiale Ansicht.  
Fig. 23:  $I^1$  dex, Männchen ?, BSP 1959 II 4948, linguale Ansicht.  
Fig. 24:  $I^1$  sin, Weibchen ?, BSP 1959 II 3597, labiale Ansicht.  
Fig. 25: juveniler Unterkiefer mit  $D_2$ - $D_3$ ,  $M_1$  im Durchbruch, BSP 1959 II 4415.









Merkmals- ausprägung	Schema	D <sub>4</sub>		D <sub>3</sub>	
		K		K	
A		13	p <sub>o</sub> =98% 87% p <sub>u</sub> =58%	12	p <sub>o</sub> =92% 75% p <sub>u</sub> =47%
B		1	p <sub>o</sub> =31% 6,5% p <sub>u</sub> =0%	1	p <sub>o</sub> =31% 6% p <sub>u</sub> =0%
C		1	p <sub>o</sub> =31% 6,5% p <sub>u</sub> =0%	3	p <sub>o</sub> =45% 19% p <sub>u</sub> =4%
		n=15		n=16	

Tab. 95: Merkmalskomplex: linguales Cingulum an den unteren laktealen Prämolaren D<sub>3</sub> und D<sub>4</sub> von *Plestacatherium fablbuschi*.

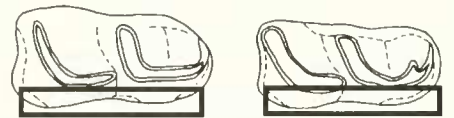
- A Das linguale Cingulum fehlt.  
 B Das linguale Cingulum ist nur am Ausgang der Trigonidgrube als schwacher Riegel etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.  
 C Das linguale Cingulum ist am Ausgang von Talonid- und Trigonidgrube als schwacher Riegel etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.



Merkmals- ausprägung	Schema	D <sub>4</sub>		D <sub>3</sub>	
		K		K	
A		0	p <sub>o</sub> =22% 0% p <sub>u</sub> =0%	7	p <sub>o</sub> =82% 54% p <sub>u</sub> =23%
B		4	p <sub>o</sub> =53% 27% p <sub>u</sub> =7%	0	p <sub>o</sub> =26% 0% p <sub>u</sub> =0%
C		0	p <sub>o</sub> =22% 0% p <sub>u</sub> =0%	1	p <sub>o</sub> =26% 8% p <sub>u</sub> =0%
D		4	p <sub>o</sub> =53% 27% p <sub>u</sub> =7%	5	p <sub>o</sub> =69% 38% p <sub>u</sub> =13%
E		5	p <sub>o</sub> =61% 33% p <sub>u</sub> =13%	0	p <sub>o</sub> =26% 0% p <sub>u</sub> =0%
F		2	p <sub>o</sub> =39% 13% p <sub>u</sub> =2%	0	p <sub>o</sub> =26% 0% p <sub>u</sub> =0%
		n=15		n=13	

Tab. 96: Merkmalskomplex: labiales Cingulum an den unteren laktealen Prämolaren D<sub>3</sub> und D<sub>4</sub> von *Plestacatherium fablbuschi*.

- A Das labiale Cingulum fehlt.  
 B Das labiale Cingulum ist als Saum etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, fehlt aber im Bereich des Talonids.  
 C Das labiale Cingulum ist als Saum etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, fehlt aber im Bereich des Trigonids.  
 D Das labiale Cingulum ist als Saum nur im anterioren Bereich des Trigonids und im posterioren Bereich des Talonids etwas oberhalb der Schmelzbasis vorhanden, dazwischen fehlt es.  
 E Das labiale Cingulum ist als Riegel in der Außenfurche zwischen Trigonid und Talonid und als Saum im anterioren Bereich des Trigonids und posterioren Bereich des Talonids etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet, dazwischen fehlt es.  
 F Das labiale Cingulum ist als durchgehender Saum etwas oberhalb der Schmelzbasis vorhanden.



Morphologische Merkmale und Variabilität am D<sub>2</sub>

Der vorderste untere Milchzahn (Taf. 6, Fig. 16-20) ist lang, verschmälert sich nach vorn und ist sehr viel größer als der D<sub>2</sub> von *Prosantorhinus germanicus*. Der D<sub>2</sub> ist an der anterioren Seite reduziert, d. h. das Paralophid fehlt, dafür ist der Metalophid-Außenschenkel sehr lang und liegt parallel zur Längserstreckung des Kiefers. Der kurze Metalophid-Innenschenkel ist meist weit nach hinten gerichtet, so daß die Talonidgrube fast geschlossen wird. Sie ist eng mit steil abfallenden Wänden und nur einer ganz kurzen Rinne an der Basis.

Die Trigonidgrube ist als solche nicht mehr ausgebildet; es handelt sich eher um eine flache, aber deutlich eingesenkte Rinne im vorderen Zahnteil. Im Bereich des Trigonids ist an der Außenseite zwischen Paraconid und Protoconid bei fast allen Zähnen eine mehr oder weniger deutliche, flache und weite Rinne eingesenkt, die bis zum labialen Cingulum verläuft. An der Externseite tritt gelegentlich am Protoconid von der Kaufläche bis zum Außeningulum eine deutliche Längs-

falte oder Verdickung auf, die sich nach basal verbreitert und etwas oberhalb der Basis endet. Die kurzen Hypolophid-Innen- und -Außenschenkel sind im spitzen Winkel geknickt, das Entoconid nach antero-lingual gebogen; insgesamt ist das Trigonid immer länger als das Talonid.

Ein anteriores Cingulum ist stets als kurze Leiste etwas oberhalb der Basis entwickelt und geht meist in das labiale Cingulum über; eine Druckusur ist an der Vorderseite nie erkennbar, da der P<sub>1</sub> etwas tiefer als die übrigen Zähne sitzt und auch bald nach dem Zahnwechsel ausfällt. Auch das posteriore Cingulum ist immer als deutliche, halbmondförmige Leiste oberhalb der Basis ausgebildet, jedoch meist markant durch die Druckusur des nachfolgenden D<sub>3</sub> abgenutzt. An der Außenseite ist das Cingulum meist in Form von zwei Leisten im antero- und postero-labialen Bereich entwickelt. Am D<sub>2</sub> ist die deutlichste senkrechte Riefung von allen Milchzähnen – besonders an der Außenseite im Bereich des Cingulums – erkennbar. Eine Entoconidrinne fehlt wie bei den übrigen Zähnen.

Variabilität der unteren laktealen Prämolaren (D<sub>2</sub> bis D<sub>4</sub>) von *Plesiaceratherium fablbuschi* (Tab. 97-98, Abb. 80-82)

d4-d2

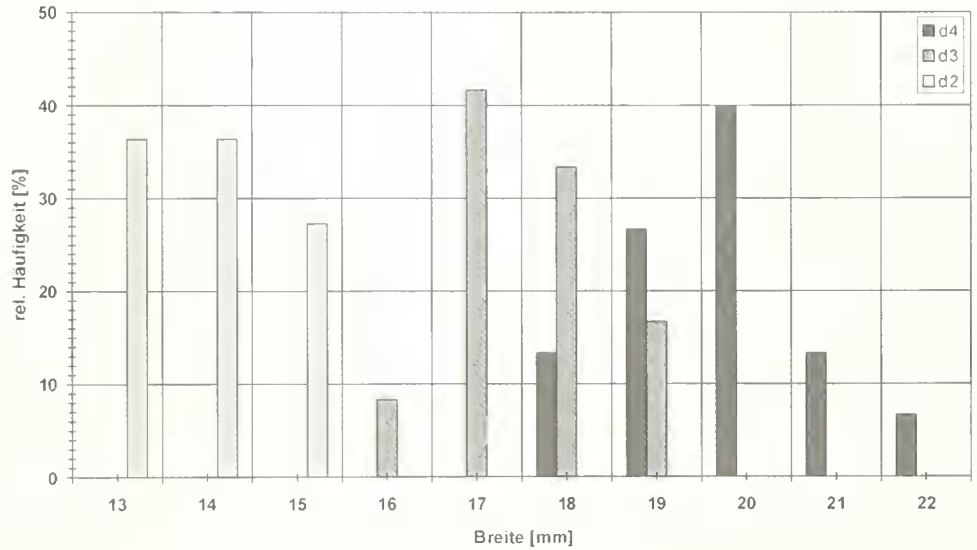


Abb. 80: Häufigkeitsverteilung zur Breite der unteren laktealen Prämolaren von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

d4-d2

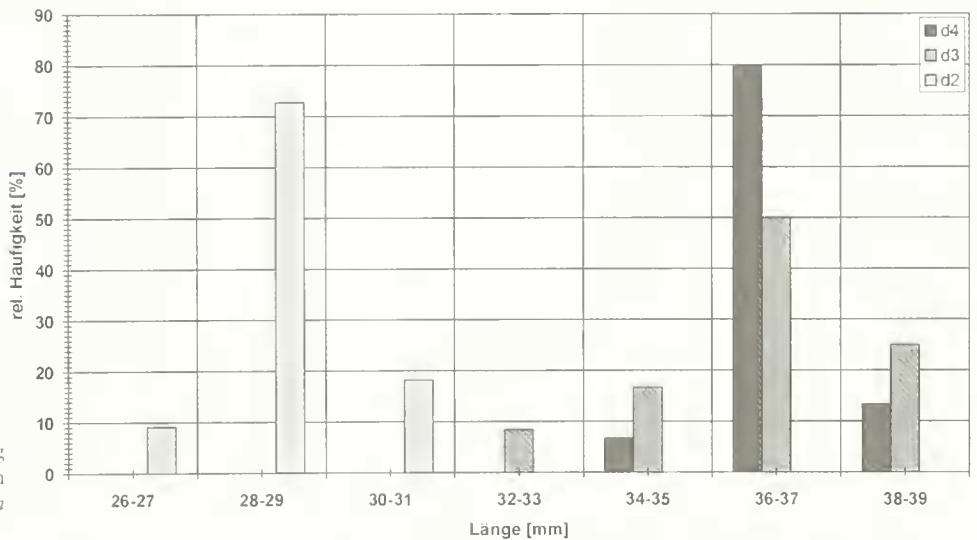


Abb. 81: Häufigkeitsverteilung zur Länge der unteren laktealen Prämolaren von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$+s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
D <sub>2</sub>	11	26.0	30.0	4.0	27.4	4.8	17.7	1.46	5.3
D <sub>3</sub>	12	32.0	37.0	5.0	35.1	6.5	18.7	1.89	5.4
D <sub>4</sub>	16	33.0	37.5	4.5	35.4	4.8	13.6	1.21	3.4

Tab. 97: Statistische Kenngrößen zur Länge der unteren laktealen Prämolaren (D<sub>2</sub>-D<sub>4</sub>) von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

Zahnart	N	Min [mm]	Max [mm]	R [mm]	$\bar{x}$ [mm]	$\pm s$ [mm]	V [%]	$\pm s_{\bar{x}}$ [mm]	$V_{\bar{x}}$ [%]
D <sub>2</sub>	12	13.0	15.0	2.0	13.9	0,9	6,3	0,25	1,8
D <sub>3</sub>	12	16.0	19.0	3.0	17.6	1,8	10,1	0,51	2,9
D <sub>4</sub>	16	18.0	22.0	4.0	19.7	1,4	7,0	0,34	1,7

Tab. 98: Statistische Kenngrößen zur Breite der unteren laktealen Prämolaren (D<sub>2</sub>-D<sub>4</sub>) von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

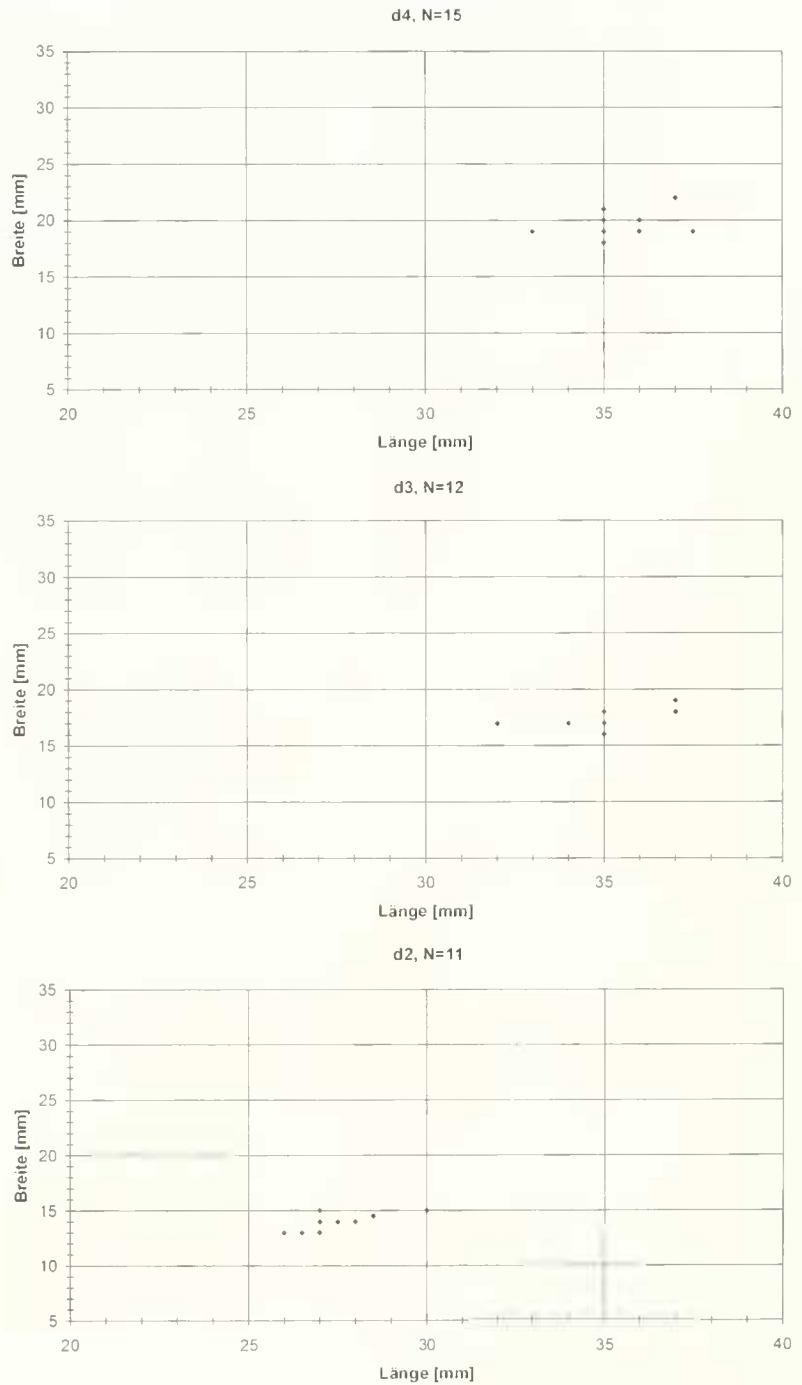


Abb. 80: Streudiagramme zur Breite und Länge der unteren laktealen Prämolaren D<sub>2</sub>-D<sub>4</sub> von *Plesiaceratherium fablbuschi*. D<sub>2</sub> und D<sub>3</sub> lassen sich nur in den Breitenwerten unterscheiden; die Längenwerte streuen zwar stärker, sind aber fast identisch; die Werte von D<sub>4</sub> sind hingegen deutlich von den übrigen Prämolaren getrennt.



## 3.2.11 Untere Incisiven

Morphologische Beschreibung der männlichen  $I_2$ 

Die unteren männlichen Schneidezähne  $I_2$  (Taf. 7, Fig. 1-2) von *Plesiaceratherium fablbuschi* sind immer lang, mittelstark und lanzettförmig, wobei die Krone ca.  $\frac{1}{3}$  des ganzen Zahnes einnimmt. Die breiteste Stelle befindet sich direkt an der in mesial-distaler Erstreckung aber nur leicht flügelartig ausgezogenen Schmelzbasis; apikal und terminal sind Krone und Wurzel zugespitzt. Die Krümmung ist sehr schwach von apikal nach terminal und verläuft nur in einer Ebene; der Zahn ist ungefähr in einem Winkel von  $45^\circ$  im Unterkiefer eingepflanzt und somit recht steil aufgerichtet.

Der Querschnitt durch die Kronenspitze ist dreieckig (mit scharfem Distolabialwinkel) und stark abgeflacht, durch die Kronenbasis tropfenförmig und im Wurzelbereich rundlich (Abb. 45B). Die labiale Kronenunterseite ist konvex, die linguale Oberseite je nach Abkautungsgrad leicht konvex, abgeplattet oder etwas konkav. Basal ist eine schwache Distalschneide entwickelt.

Auf der labialen Unter- sowie der distalen Außenseite ist eine deutliche Schmelzschicht erkennbar, die lingual fehlt. Die meist mäßig stark abgekauten Zähne zeigen nur eine Abkautungsfläche mit zarter Striation, die durch den schwachen F herausgearbeitet wird; lediglich die apikale Zahnschmelzspitze ist glatt poliert, wahrscheinlich hervorgerufen durch die Lippen des Tieres bei der Nahrungsaufnahme. Der Zahn ist unterhalb der Krone nicht abgeschnürt, verjüngt sich aber im Wurzelbereich nach terminal. Die Wurzelquerschnitt ist lingual und labial konvex ausgelängt, d. h. insgesamt elliptisch. Ein Cingulum ist nirgendwo vorhanden; frische Zähne sind nicht bekannt.

Morphologische Beschreibung der weiblichen  $I_2$ 

Bei den unteren Schneidezähnen von *Plesiaceratherium fablbuschi* ist ein deutlicher Geschlechtsdimorphismus ausgebildet. Die unteren  $I_2$  der Weibchen (Abb. 46B; Taf. 7, Fig. 3-4) sind ebenfalls länglich geformt, aber sehr viel schmaler und kürzer. Sie sind nicht nach oben, aber etwas nach außen gekrümmt. Die Krone ist im Verhältnis zu den  $I_2$  der Männchen kürzer, hat aber auch einen flach-dreieckigen Querschnitt. Die Kronenbasis zeigt einen tropfenförmigen, die Wurzel einen rundlichen Querschnitt.

Die labiale Zahnunterseite ist stärker konvex als die linguale Zahnoberseite. Labial, distal und lingual ist im Kronenbereich eine deutliche Schmelzschicht ausgebildet. Die distolabiale Kante ist stark abgerundet; disto-lingual bildet sich ein deutlicher Längsgrat von der Basis bis – je nach Abkautung – zur Kronenspitze heraus. Basal spaltet sich dieser Grat nach

BSP 1959 II	größter Durchmesser [mm]	kleinster Durchmesser [mm]	Umfang [mm]
3606	25	18	69
3619	30	21,5	82

Tab. 99: Maßangaben zu den unteren männlichen  $I_2$  von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

disto-labial und disto-lingual in einen kurzen, aber deutlichen Cingulum-Riegel auf; mesio-lingual ist ebenfalls ein kurzer Cingulum-Riegel an der Basis erkennbar.

Die Zähne sind meist stark abgekaut und zeigen drei Abkautungsflächen: a) eine leicht konkave Fläche mesio-lingual mit schwacher bis fehlender Striation, b) eine leicht konkave Fläche disto-lingual mit schwacher bis fehlender Striation, c) eine leicht konvexe, apikale Fläche, die glatt poliert ist, keinerlei Striation zeigt und vermutlich durch die Lippen des Tieres bei der Nahrungsaufnahme entstand. Die Abkautungsflächen a) und b) zeigen nur schwache oder gar keine Striation, da der obere weibliche Schneidezahn länglich und schmal ausgebildet ist und nur ein schwacher Kontakt zwischen beiden Zähnen besteht.

Die mesiale Schneide ist an der Schmelzbasis nur geringfügig flügelartig ausgezogen und unterhalb davon ist der Zahnhals etwas abgeschnürt. Die Wurzel ist lang und schlank und endet terminal abgerundet; sie ist labial etwas stärker konvex als lingual und hat insgesamt einen rundlich-abgeplatteten Querschnitt.

Beschreibung und Diskussion der isolierten  $dI_2$ 

Bei der Grabung 1997 konnte auch ein juveniler Unterkiefer von *Plesiaceratherium fablbuschi* geborgen werden, der einen  $dI_2$  in situ aufweist:

BSP 1959 II 9039 (Taf. 10, Fig. 7) laktealer Unterkiefer mit  $dI_2$ ,  $P_1$  (im Durchbruch),  $D_{2,3}$  sin: Die Krone des  $dI_2$  ist länglich und schmal, labial stärker konvex als lingual. Es ist nur eine ganz schwache Längskante erkennbar, die von mesial nach distal über die gesamte Krone läuft. Der  $dI_2$  ist nicht abgekaut und labial wie lingual von einer Schmelzschicht bedeckt. Die drei folgenden isolierten Zähne ähneln morphologisch sehr stark den in Kap. 3.1.11 beschriebenen  $dI_2$ , sind aber deutlich größer. Durch den Fund des laktealen Unterkiefers von *P. fablbuschi* konnten die folgenden Zähne als  $dI_2$  dieser Art bestimmt werden:

BSP 1959 II 3110 (Taf. 7, Fig. 8): Es handelt sich um einen unabgekauten rechten Zahn, die Wurzel ist nur schwach in labio-lingualer Richtung abgeplattet und ca. 1 cm unterhalb der Krone abgebrochen. Die Krone ist sehr kurz, labio-lingual abgeflacht, labial etwas stärker konvex als lingual. Mesial ist der Zahnhals unterhalb der Krone etwas abgeschnürt. Eine Schmelzschicht ist labial deutlich, lingual schwach erkennbar bzw. abgesplittert. Vermutlich zog sich in distal-mesialer Richtung eine Längskante über die gesamte Krone.

BSP 1959 II	größter Durchmesser [mm]	kleinster Durchmesser [mm]	Umfang [mm]
3595	16	12	45
3588	16	12	47
3589	18	14	55
3591	18	13	48
3590	15	13	43
3582	15	12	42

Tab. 100: Maßangaben zu den unteren weiblichen  $I_2$  von *Plesiaceratherium fablbuschi*.

BSP 1959 II 3109 (Taf. 7, Fig. 6): Dieser Zahn ähnelt in Form und Größe sehr stark dem oben beschriebenen (BSP 1959 II 3110). Die Wurzel ist schmal, labio-lingual abgeplattet, etwa 2 cm unterhalb der Krone abgebrochen und verbreitert sich leicht nach terminal. Es ist ebenfalls ein rechter, unabgekauter Zahn mit einer kurzen, labio-lingual abgeflachten Krone, die labial etwas stärker konvex ist als lingual. Über die gesamte Krone läuft in mesial-distaler Richtung eine Längskante, die etwas nach lingual verschoben ist. Labial ist die Krone mit einer dicken, lingual mit einer dünnen Schmelzschicht versehen.

BSP 1959 II 5374 (Taf. 7, Fig. 13): Von diesem linken Zahn ist nur die Krone vorhanden, die insgesamt etwas kleiner, spitzer, schmaler und höher ist als die der vorher beschriebenen Zähne. Die labiale Seite ist etwas stärker konvex als die linguale; eine Längskante läuft von mesial nach distal über die gesamte Krone. Die Krone zeigt labial und lingual eine Schmelzbedeckung und ist nicht abgekaut.

Die  $dI_1$  Nr. 3110 und 3109 sind beide gleich groß, aber beide auch etwas größer als der  $dI_2$  in situ des laktealen Unterkiefers und als der isolierte  $dI_2$  Nr. 5374; letzterer entspricht nicht nur morphologisch (ebenso wie die  $dI_2$  Nr. 3109 und 3110), sondern auch metrisch genau dem  $dI_2$  in situ des laktealen Unterkiefers. Ob es sich bei den geringen, aber deutlich sichtbaren Größenunterschieden dieser vier  $dI_2$  um die natürliche Variabilität handelt, kann anhand der wenigen vorliegenden Stücke nicht beurteilt werden, wird aber vermutet.

Ob *Plesiaceratherium fablbuschi*  $I_1$  oder  $dI_1$  besitzt, ist bisher nicht belegt. HEISSIG (1972: 61), der den Paratypus von dieser Gattung beschreibt (Symphysenbruchstück mit den  $I_2$ , Nr. BSP 1959 II 403), bemerkt, daß die  $I_2$  nahe beieinanderstehen und keinen Raum für die  $I_1$  lassen, von denen keine Spur vorhanden ist. Dieses Symphysenbruchstück ist das einzige, das von *Plesiaceratherium fablbuschi* vorliegt.

### 3.2.12 *Plesiaceratherium fablbuschi* an weiteren Fundstellen

#### Obere Süßwasser-Molasse (OSM)

*Plesiaceratherium fablbuschi* ist außer in Sandelzhäusern auch an weiteren Fundstellen der OSM vertreten: im westlichen Teil der älteren Serie (z. B. Häder, Schießen bei Weißenhorn), im nordöstlichen Teil der älteren Serie zwischen Landshut und Regensburg (z. B. Voggersberg und Schierling) und Wörth a. d. Isar; im westlichen Teil der mittleren Serie (z. B. Thannhausen), südöstlich von Augsburg (z. B. Stätzing und Friedberg), nördlich von Augsburg (z. B. Derching und Pfaffenzell), sowie Griesbeckerzell (zwischen Aichach und Friedberg) und Rinnenthal. All diese Fundstellen sind fluvial gebildet, wobei Einzelfunde sowie Lokalitäten mit reicher Fauna auftreten.

Folgende, als *Plesiaceratherium fablbuschi* bestimmte Einzelstücke aus der OSM befinden sich in München (BSP):

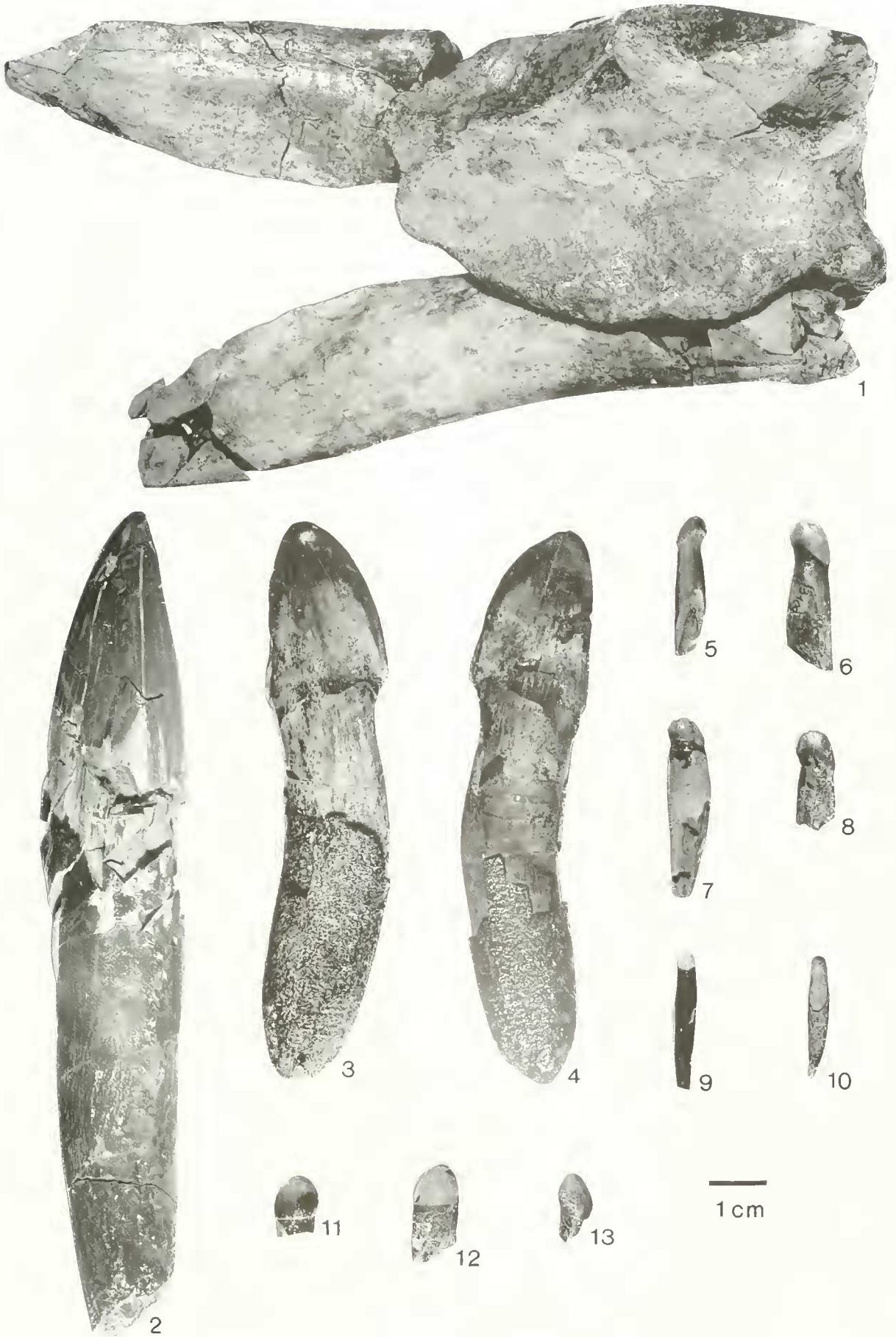
BSP 1985 XIV 109:  $P^1$  dex, Rinnenthal  
 BSP 1985 XIV 110:  $M^1$  dex, Rinnenthal  
 BSP 1985 XIV 111:  $P_2$  -  $M_1$  dex, Rinnenthal  
 BSP 1985 XIV 68:  $D^1$  sin, Derching  
 BSP 1985 XIV 69:  $P_1$  dex, Derching  
 BSP 1990 XXII 5:  $I_2$  dex (Weibchen), Derching  
 BSP 1985 XIV 36:  $P_1$  sin, Pfaffenzell bei Derching  
 BSP 1985 XIV 35:  $P^1$  sin, Pfaffenzell bei Derching  
 BSP 1973 VII 119: 2 linke Unterkiefer-Stücke mit  $P_{1,2}$ ,  $M_{2,3}$ , Friedberg bei Augsburg  
 BSP 1979 I 159: Unterkiefer-Abguß mit  $P - M_1$  dex, Thannhausen  
 BSP 1973 VII 123:  $P^1$  sin, Stätzing bei Augsburg  
 BSP 1973 VII 120:  $M_1$  sin, Stätzing bei Augsburg

Da der Autorin nur diese wenigen Stücke aus der OSM vorliegen, können Aussagen bezüglich der Nashorn-Populationen der genannten Fundstellen nicht getroffen werden. Die oben aufgeführten Zähne zeigen die für *Plesiaceratherium fablbuschi* typischen morphologischen Merkmale wie sie auch

## Tafel 7

Darstellung 1:1

- Fig. 1: Symphysenbruchstück mit  $I_1$  sin und dex, *Plesiaceratherium fablbuschi*, Männchen, BSP 1959 II 403, linguale Ansicht.  
 Fig. 2:  $I_1$  dex, *Plesiaceratherium fablbuschi*, Männchen, BSP 1959 II 3619, postero-linguale Ansicht.  
 Fig. 3:  $I_1$  sin, *Plesiaceratherium fablbuschi*, Weibchen, BSP 1959 II 4939, linguale Ansicht.  
 Fig. 4:  $I_1$  dex, *Plesiaceratherium fablbuschi*, Weibchen, BSP 1959 II 4935, linguale Ansicht.  
 Fig. 5:  $dI_1$  sin, *Prosantorhinus germanicus*, BSP 1959 II 5373, linguale Ansicht.  
 Fig. 6:  $dI_2$  dex, *Plesiaceratherium fablbuschi*, BSP 1959 II 3109, linguale Ansicht.  
 Fig. 7:  $I_1$  sin, *Lartetotherium sansanense*, BSP 1959 II 414, Ansicht ?  
 Fig. 8:  $dI_1$  dex, *Plesiaceratherium fablbuschi*, BSP 1959 II 3110, linguale Ansicht.  
 Fig. 9:  $I_1$  ? dex, sin ?, *Prosantorhinus germanicus*, BSP 1959 II 5378, Ansicht ?  
 Fig. 10:  $I_1$  sin, dex ?, *Prosantorhinus germanicus*, BSP 1959 II 5377, Ansicht ?  
 Fig. 11:  $I_1$  sin, dex ?, *Lartetotherium sansanense* ?, BSP 1959 II 5376, Ansicht ?  
 Fig. 12:  $dI_1$  sin, dex ?, *Lartetotherium sansanense* ?, BSP 1959 II 5375, Ansicht ?  
 Fig. 13:  $dI_1$  sin, *Plesiaceratherium fablbuschi*, BSP 1959 II 5374, labiale Ansicht.



aus Sandelzhausen bekannt sind. Metrische Merkmale der Zähne aus der OSM (Streudiagramme Abb. 83-86): Der P<sup>1</sup> aus Stätzling liegt im Wertebereich von *Plesiaceratherium fablbuschi* aus Sandelzhausen. Die Werte von M<sub>1</sub>, M<sub>2</sub>, P<sub>4</sub> und P<sub>3</sub> aus Friedberg sind deutlich größer als die Sandelzhausener Werte und liegen in der Nähe der Werte von *Hoploaceratherium tetradactylum*. Die Werte von M<sub>1</sub>, M<sub>2</sub>, M<sub>3</sub>, P<sub>4</sub>, P<sub>3</sub> aus Thannhausen, die M<sub>1</sub> und P<sub>4</sub>-Werte aus Rinnenthal und der P<sub>1</sub>-Wert aus Derching liegen im Wertebereich der Sandelzhausener Zähne.

Die Autorin ist der Meinung, daß es sich bei den Zähnen der aufgeführten Fundstellen aus der OSM – außer Friedberg – aufgrund sehr ähnlicher morphologischer und metrischer Merkmale um *Plesiaceratherium fablbuschi* handelt. Es liegt jedoch zu wenig Vergleichsmaterial vor, d. h. die Streudiagramme zu den metrischen Merkmalen der Vergleichsfundstellen (Abb. 83-86) sind deshalb nicht sehr aussagekräftig, da pro Zahnposition immer nur die Werte eines Zahnes aufgeführt werden konnten. Die Diagramme geben jedoch einen ersten Eindruck, in welchem Rahmen die Zahnwerte der verschiedenen Fundorte eingeordnet sind. Da sich die metrischen Werte aus Friedberg deutlich von denen aus Sandelzhausen abheben, stellt sich die Frage, ob es sich bei diesen Zähnen wirklich um *Plesiaceratherium fablbuschi* oder eventuell um *Hoploaceratherium tetradactylum* handelt. Mangels Vergleichsmaterial kann die Autorin diese Frage momentan nicht beantworten. Die Autorin führt die Friedberger Werte unter *Plesiaceratherium fablbuschi* auf, da die morphologischen Merkmale denen aus Sandelzhausen ähneln.

Langenau bei Ulm (Baden-Württemberg)

HEIZMANN, GINSBURG & BUIOT (1980) erwähnen in der Faunenliste der Fundstelle Langenau 1 (MN 4b, Süßbrackwassermolasse) das hochbeinige und hornlose Nashorn *Acera-*

*therium* sp. In der Sonderausstellung „Miozäne Großsäugetiere“ wurden 1996 in Stuttgart (SMNS) Stücke des hornlosen Nashorns aus Langenau gezeigt und als *Plesiaceratherium* sp. bezeichnet. Da das reichhaltige und gut erhaltene Material aus Langenau bisher weder beschrieben noch veröffentlicht wurde und aus Zeitgründen nicht mit in diese Arbeit einbezogen werden kann, werden erst künftige Untersuchungen ergeben, ob auch in Langenau die Art *fablbuschi* auftritt, was jedoch vermutet wird. Zur Geologie der Fundstelle siehe Kap. 3.1.12.

3.2.13 Die Vergleichsarten von *Plesiaceratherium fablbuschi*

*Plesiaceratherium gracile* YOUNG, 1937

Historischer Überblick: YOUNG (1937) stellt anhand von Knochen- und Zahnmaterial aus Sandsteinschichten des Diatomit-Bruchs der miozänen Säugetierfundstelle Shanwang bei Linqū, Provinz Shantung (VR China) die neue Gattung *Plesiaceratherium* mit der Typusart *gracile* auf. YOUNG beschreibt das sehr fragmentäre Material und bildet Zeichnungen von Einzelzähnen ab [YOUNG 1937: 215, 216, 218, Abb. 4 (1-6), 5, 6 (1-5)].

Die Entdeckung eines seitlich verdrückten, aber kompletten Skelettes in dem Diatomit-Bruch von Shanwang war für DEFA & HEISSIG (1986) ein Grund für die Wiederaufnahme der Erforschung dieser Gattung. Die Überarbeitungen am Typus-Material von *Plesiaceratherium gracile* durch DEFA & HEISSIG (1986) in Peking enthüllten, daß zwei Gattungen enthalten sind: *Plesiaceratherium* und *Brachypotherium*. Das Material von *Plesiaceratherium gracile* besteht aus einigen kompletten Skeletten im Museum von Linqū und Jinan. Im Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology (IVPP) in Peking werden einige fragmentäre Schädel und Einzelknochen aufbewahrt.

MN-Zonierung nach MEIN	Deutschland	Frankreich	Spanien	Portugal	Asien	
MN 6	Georgensgmund ♦	Sansan ♦				* <i>Plesiaceratherium fablbuschi</i>
MN 5	Sandelzhausen *	Pontlevoy ♣ ? Beaugency ♣ od *				** <i>Plesiaceratherium</i> sp
MN 4b	Langenau **od * ?	Montréal ▽ Bézian à la Romieu ♣ od * Baigneaux ♣	Can Julia (Gelida) ▽ Quinta da Narigao ■	Quinta das Pedreiras ♣ Lissabon ■	Shanwang bei Linqu (China) MN 4-5 ? •	■ <i>Plesiaceratherium platyodon</i> ▽ <i>Plesiaceratherium mirallesi</i> • <i>Plesiaceratherium gracile</i> ♣ <i>Plesiaceratherium lumiarensis</i> ♦ <i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>
MN 4a		Artenay ■ ?				

Tab. 101: Stratigraphische Tabelle zu den Fundorten der Gattung *Plesiaceratherium*.

Tafel 8

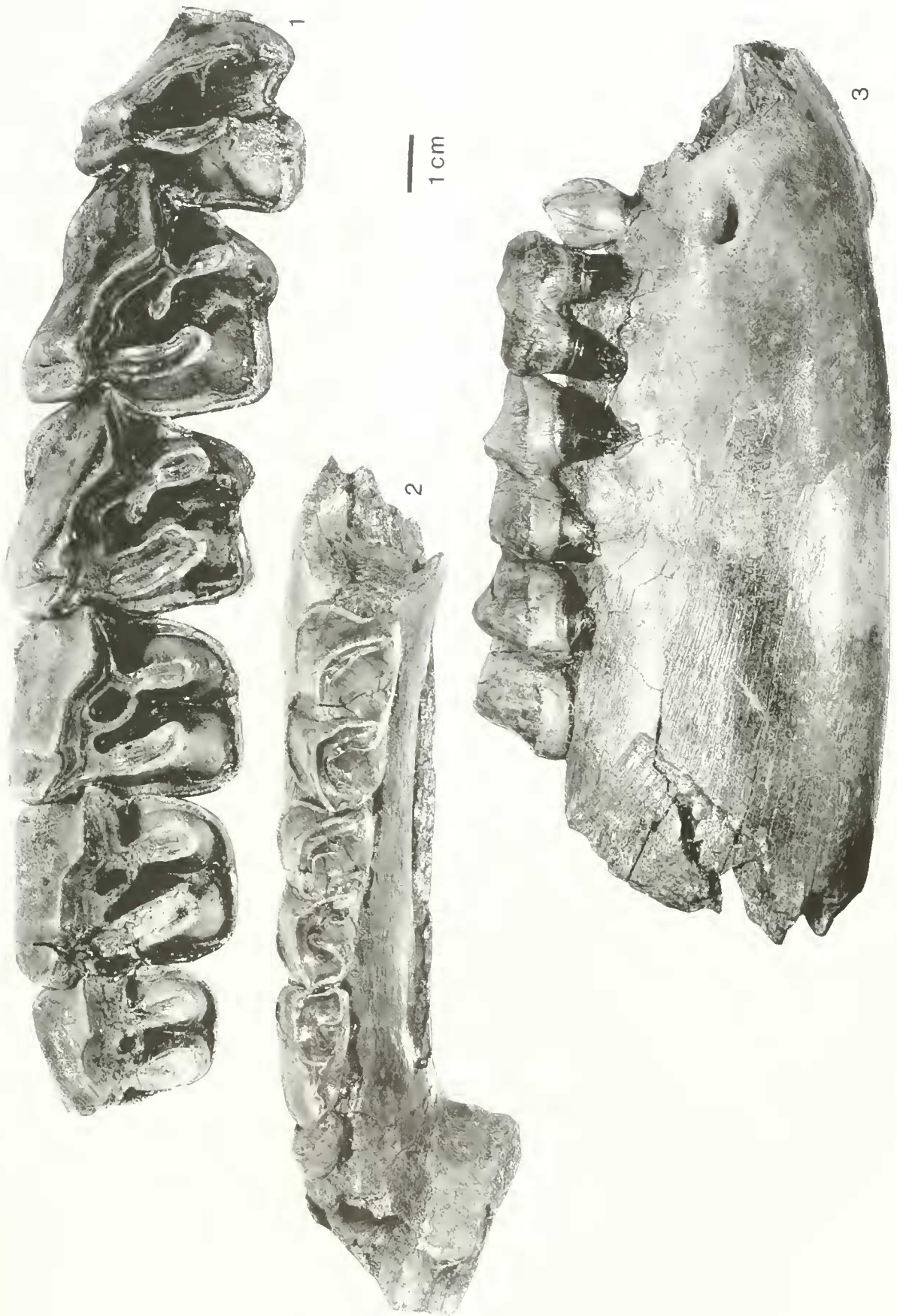
*Plesiaceratherium fablbuschi* (HEISSIG, 1972)

Darstellung 1:1

Fig. 1: Oberkiefer-Zahnreihe mit P<sup>2</sup> – M<sup>1</sup> sin, BSP 1959 II 3507, okklusale Ansicht.

Fig. 2: juveniles Unterkiefer Bruchstück mit P<sub>1</sub>, D<sub>2</sub> – D<sub>4</sub> dex, 1985 XIV 140, okklusale Ansicht.

Fig. 3: dasselbe Stück wie Abb. 2, labiale Ansicht.



PETER, K.: Odontologie der Nashornverwandten (Rhinocerotidae) aus dem Miozän (MN 5) von Sandelzhausen (Bayern)

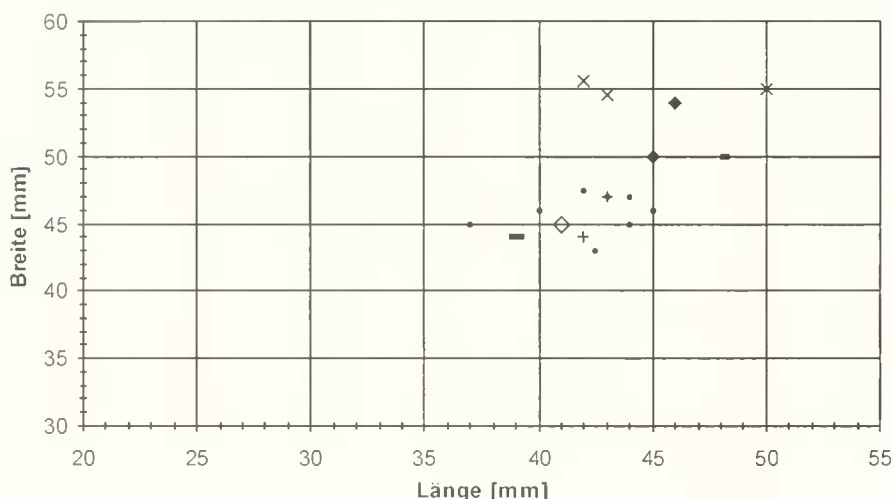
Diskussion: Nach der Diagnose von YOUNG (1937) handelt es sich um ein *Aceratherium*-artiges, schlankes, mittelgroßes Rhinoceros mit großen unteren Incisiven und einfach gebauten Prämolaren. Das gefundene Tier ähnelt nach Meinung von YOUNG einem *Aceratherium* wegen des Vorhandenseins von Schneidezähnen, unterscheidet sich aber auch von dieser Gattung durch die Einfachheit der Prämolaren und den nicht gefurchten Protoconus der oberen Molaren.

Da sich das gesamte Material von *Plesiaceratherium gracile* in China befindet, konnte die Autorin die Art nur anhand von Literaturbeschreibungen auführen. Das von YOUNG abgebildete Zahnmaterial aus Shanwang ist sehr fragmentär erhalten und stark abgekaut; Feinheiten im morphologischen Zahnbau können deshalb nur anhand der Abbildungen nicht erkannt werden. In seiner Zahnformel für die neue Gattung *Plesiaceratherium* gibt YOUNG (1937) nur drei Prämolaren im Unterkiefer an; die Gattung besitzt jedoch vier Prämolaren im Unter-

kiefer, wobei der  $P_1$  jedoch kurz nach den Milchzähnen erscheint und auch früh wieder ausfällt, wonach die Alveole wieder zuwächst. Von den *Aceratheriinae* ist *Plesiaceratherium gracile* die einzige gut bekannte Form in China, die mit keiner anderen in China bisher verglichen werden kann.

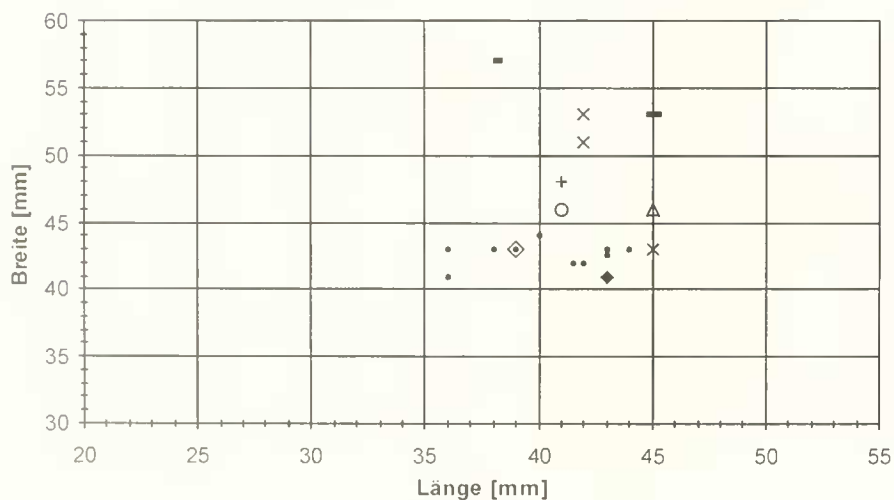
DEFA & HEISSIG (1986) stellten in ihrer Revision des Typusmaterials von *Plesiaceratherium gracile* fest, daß neben *Plesiaceratherium* noch eine weitere Gattung – *Brachypotherium* – enthalten ist. Bei den von YOUNG [1937: 215, Abb. 4(1)] abgebildeten Zähnen handelt es sich nach DEFA & HEISSIG (1986) um die Gattung *Brachypotherium*. Dieser Meinung schließt sich auch die Autorin an, da sich die in Abb. 4(1) gezeigten Prämolaren deutlich in der Größe von den übrigen abgebildeten Zähnen unterscheiden. Die metrischen und morphologischen Merkmale (z. B. Vorhandensein eines Innencingulums und einer Brücke an den oberen Prämolaren) der in Abb. 4 (2-6) gezeigten Zähne passen zu denen von *Plesiaceratherium*.

M2-Werte verschiedener Fundstellen



- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Sandelzhausen
- ◆ *Plesiaceratherium miralles* Montreal
- ◇ *Plesiaceratherium platyodon* Holotyp Pont-de-Manne
- ✕ *Hoploaceratherium tetradactylum* Sansan
- ✕ *Aceratherium incisivum* Howenegg
- *Alicornops simorreensis* Simorre
- *Alicornops simorreensis* Sansan
- + *Alicornops simorreensis* Steinheim

M1-Werte verschiedener Fundstellen



- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Sandelzhausen
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* La Romieu
- ◆ *Plesiaceratherium miralles* Montreal
- ◇ *Plesiaceratherium platyodon* Holotyp Pont-de-Manne
- △ *Plesiaceratherium lumiarensis* Beaugency
- ✕ *Hoploaceratherium tetradactylum* Sansan
- ✕ *Aceratherium incisivum* Howenegg
- *Alicornops simorreensis* Simorre
- *Alicornops simorreensis* Sansan
- + *Alicornops simorreensis* Steinheim

Abb. 83: Streudiagramme zu den metrischen Merkmalen bei M<sup>2</sup> und M<sup>1</sup> von *Plesiaceratherium* und Vergleichsarten verschiedener Fundstellen.

*Plesiaceratherium* zeigt nach Meinung von DEFA & HEISSIG eine nahe Verwandtschaft mit einigen europäischen Formen, die bisher *Dromoceratherium* zugeschrieben wurden. Obwohl die von YOUNG abgebildeten Zeichnungen (s. o.) laut DEFA & HEISSIG von guter Qualität waren, blieb die Verwandtschaft der Art zu anderen primitiven Aceratherini im Dunkeln. Der Grund ist die Gleichförmigkeit von Zahnmustern, nicht nur in diesem Tribus, sondern in der ganzen Familie Rhinocerotidae. Nach DEFA & HEISSIG (1986) zeigt der Schädel eines kompletten Skelettes von *Plesiaceratherium gracile* aus Shanwang eine klare Verwandtschaft zu *Plesiaceratherium fablbuschi* aus Sandelzhausen von ungefähr demselben Alter. Inwieweit sich die Arten *fablbuschi* und *gracile* im Schädelbau und im postcranialen Skelett ähneln oder unterscheiden, kann die Autorin nicht beurteilen, da in dieser Arbeit nur Zahnmaterial untersucht wurde.

Nach DEFA & HEISSIG (1986) wird die Schwäche der oberen Incisiven als unvollständige Reduktion durch Einschränkung der Scherfunktion gedeutet. Da in YOUNG (1937) obere Incisiven weder beschrieben noch abgebildet werden, kann die Autorin bezüglich der oberen Incisiven der beiden Arten keine Vergleiche anführen. Die unteren  $I_2$  werden von DEFA & HEISSIG (1986) als abgeflachte Zähne beschrieben, mit einer schwachen Krümmung, die mehr nach außen als nach oben gerichtet ist. Die Abstand der  $I_2$  ist so gering, daß die kleinen, gut entwickelten  $I_1$  auf die Unterseite (labial) plaziert wurden. Die Krümmung der  $I_2$  von *fablbuschi* ist ebenfalls schwach; da nur eine Symphyse von *fablbuschi* mit eng stehenden  $I_2$  vorhanden ist, nimmt die Autorin an, daß bei *fablbuschi* die kleinen  $I_1$  ebenfalls auf die Unterseite plaziert wurden. Nach DEFA & HEISSIG (1986) sind bei den unteren Prämolaren die sonst für Aceratherien typischen Außenriefen nur bei einigen Exemplaren zu sehen. Bei *Plesiaceratherium gracile* zeigt die etwas schwächere Biegung des Hypolophids fortschreitende Molarisation an; der  $P_2$  ist vergleichsweise kurz und breit. Der  $P_3$  von *fablbuschi* ist länger und schmaler als der von *gracile*. Innerhalb der Gattung *Plesiaceratherium* sind die Arten *gracile* und *fablbuschi* am besten repräsentiert und nach Meinung von DEFA & HEISSIG am engsten verwandt.

Anhand des von YOUNG abgebildeten schlecht erhaltenen Zahnmaterials von *gracile* läßt sich abschließend festhalten, daß die beiden Arten *fablbuschi* und *gracile* zur selben Gattung gehören. Inwieweit Unterschiede oder Gemeinsamkeiten im Schädelbau und im postcranialen Skelett bestehen, kann die Autorin nicht beurteilen, da sich das Material in China befindet.

#### *Plesiaceratherium mirallesi*

(CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOIS, 1955)

Historischer Überblick: Anhand von Zahn- und Knochenmaterial aus Can Julia (Gelida, Spanien) stellen CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOIS (1955) die neue Gattung *Dromoceratherium* mit der Typus-Art *mirallesi* auf. Sie beschreiben die katalanische Burdigal-Fauna des Vallés-Penedés und widmen sich besonders der neuen Nashorn-Gattung, die von der Größe dem europäischen *Aceratherium platyodon* entspricht, sich von diesem und weiteren bekannten Formen aber in einigen Merkmalen unterscheidet (z. B. der Ausbildung des  $I_2$ ).

HEISSIG (1972) vergleicht die Arten *Aceratherium (Dromoceratherium) mirallesi* und *fablbuschi* und bemerkt, daß von *mirallesi* weder Reste des Schädels noch der oberen Backenzähne bekannt sind. Im Rahmen ihrer Revision zur Gattung *Plesiaceratherium* gehen DEFA & HEISSIG (1986) auch auf die Art *mirallesi* ein, die sie jetzt zur Gattung *Plesiaceratherium* stellen; Vergleichsmaterial der Autoren stammt aus dem Museum von Sabadell bei Barcelona.

CERDINO & NIETO (1995) stellen die Arten *platyodon* und *mirallesi* zur Gattung *Protaceratherium* und meinen, daß es sich bei *Plesiaceratherium* um ein Synonym von *Protaceratherium* handelt.

ANGIOME & DURANTON (1997) erwähnen im Rahmen ihrer Beschreibung der Gattung *Protaceratherium minutum* von der Fundstelle Montréal-du-Gers (Gers, Frankreich, MN 4) auch die dort vorkommende Art *Plesiaceratherium mirallesi*, die jedoch von dieser Lokalität noch nicht näher beschrieben wurde.

Diskussion: Bei dem von CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOIS (1955: 153, Abb. 33) als stark abgeflachter Canin bezeichneten Zahn handelt es sich um einen unteren  $I_2$ . Der  $P_2$  von *mirallesi* ist viel schmaler und länger als bei der Art *gracile*. Nach Meinung der Autoren unterscheidet sich *Dromoceratherium mirallesi* von *Plesiaceratherium gracile* durch einen andersartigen Knochenbau. CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOIS (1955) sahen deshalb die Notwendigkeit, die neue Gattung *Dromoceratherium* mit der Typusart *mirallesi* aufzustellen, die als tapiroides *Aceratherium* mit sehr schlanken Extremitäten, vollständig molarisierten Prämolaren und einem stark abgeflachten  $I_2$  beschrieben werden kann. Bezüglich des postcranialen Skelettes kann die Autorin keine Aussage treffen, da solches nicht untersucht wurde; sie stimmt mit CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOIS (1955) darin überein, daß die Prämolaren vollständig molarisiert sind. Der stark abgeflachte  $I_2$  ist sehr viel größer als bei *gracile* und *fablbuschi*.

Abgüsse der von CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOIS (1955) abgebildeten Stücke befinden sich in München (BSP):

- BSP 1968 XIV 230, I<sup>1</sup> sin, Abguß vom Original in Sabadell (IPMC), Burdigal, Can Julia.
- BSP 1968 XIV 228, P<sub>2</sub> dex, Abguß vom Original in Sabadell (IPMC), Burdigal, Can Julia.
- BSP 1968 XIV 227, P<sub>2</sub>-M, sin, Abguß vom Lectotyp in Sabadell (IPMC), Burdigal, Can Julia.
- BSP 1968 XIV 229, I<sub>2</sub> sin, Abguß vom Original in Sabadell (IPMC), Burdigal, Can Julia.

Der I<sup>1</sup> aus Can Julia ist im Wurzelbereich kürzer als der von *Plesiaceratherium fablbuschi*, endet terminal abgeplattet (*fablbuschi* abgerundet), die Wurzel verläuft von terminal nach apikal gerade (bei *fablbuschi* leicht gekrümmt) und die Krone ist in antero-posteriorer Ausdehnung länger als bei *fablbuschi*. Ob es sich um einen männlichen oder weiblichen I<sup>1</sup> von *mirallesi* handelt, ist – mangels Vergleichsmaterial – unklar.

P<sub>2</sub> (BSP 1968 XIV 228) ist deutlich größer, vor allem länger als *fablbuschi*. Das Außencingulum ist in Form von Längsriefen oberhalb der Basis entwickelt, das anteriore Cingulum als Saum weit oberhalb der Basis und läuft als Riegel bis zur Trigonidgrube weiter.

Holotyp ( $P_3 - M_3$ ): die unteren Molaren und Pramolaren sind deutlich größer, vor allem länger als bei *fablbuschi*. Ein linguales Cingulum ist an keinem Zahn erkennbar, das Außencingulum sehr variabel: mal tritt es nur im Bereich des Trigonids als deutlicher Saum weit oberhalb der Basis auf ( $P_1$ ), mal nur in der Außenfurche als sehr starker Riegel weit oberhalb der Basis ( $P_3, M_1$ ) oder als starker Riegel in der Außenfurche nur etwas oberhalb der Basis und als schwacher Saum antero-labial ( $M_2, M_3$ ).

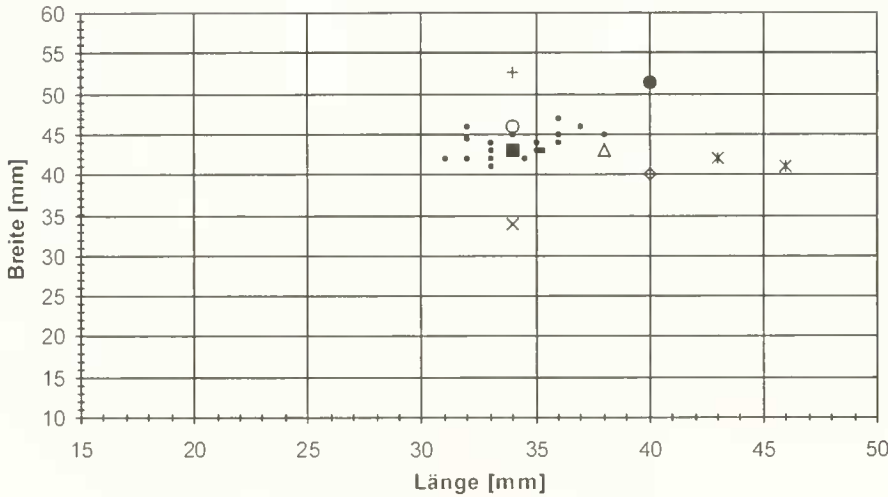
$I_1$  (BSP 1968 XIV 229): der Zahn unterscheidet sich enorm in der Größe von *fablbuschi*. Die Wurzel nimmt ca.  $\frac{2}{3}$  die Krone  $\frac{1}{3}$  des Zahnes ein. Er ist nur nach außen, nicht nach oben gebogen, der Querschnitt der Wurzel ist unterhalb der Krone bis terminal gleichbleibend oval. Die Krone ist stark abgeflacht mit einem kleinen mesialen Cingulum etwas oberhalb der Schmelzbasis.

Nach HEISSIG (1972) zeigen *Aceratherium* (*Dromocera-therium*) *mirallesi* und *fablbuschi* an den unteren Backenzähnen eine Übereinstimmung in der Abplattung der Außenwand der Prämolaren. Da dieses Merkmal seiner Meinung nach bei

keiner anderen *Aceratherium*-Art auftritt, deutet es als Sonderbildung auf eine enge Verwandtschaft beider Formen hin. Die Unterschiede sind gering: die Art *fablbuschi* ist kleiner, die Cingula sind stärker und die Zahngruben liegen etwas höher über der Kronenbasis. Die unteren  $I_2$  bieten zwar keine besonderen Unterschiede, sie sind jedoch bei *mirallesi* deutlich größer. HEISSIG bemerkt, daß unter den primitiven Aceratherien-Formen die Arten *mirallesi* und *fablbuschi* als einzige ihre oberen  $I^1$  behalten; auch im übrigen zeigen beide Arten keine Tendenzen zur Modernisierung. Bezüglich der Bezahnung von *mirallesi* und *fablbuschi* stimmt die Autorin der Meinung von HEISSIG zu: beide Arten stimmen in den vollständig molarisierten Prämolaren und den morphologischen Merkmalen gut überein. Die Zähne der Art *fablbuschi* sind jedoch wesentlich kleiner, was sich besonders im Incisivengebiß zeigt.

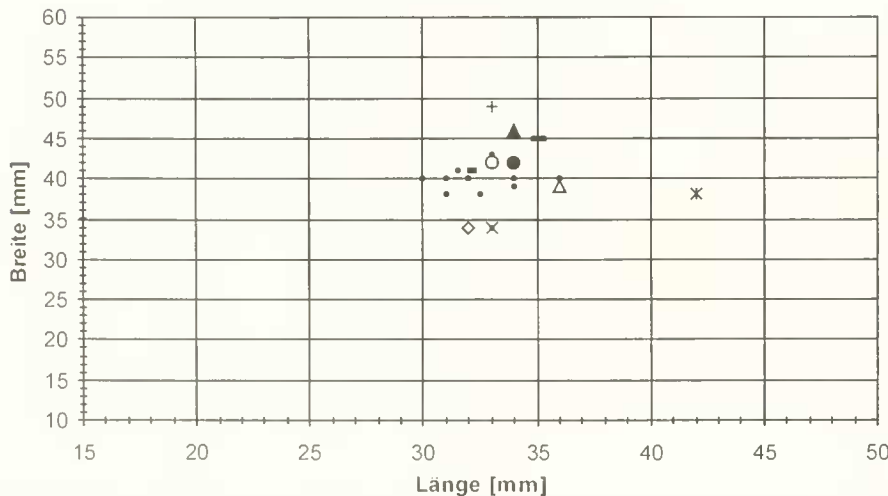
Nach der revidierten Diagnose von DEFA & HEISSIG (1986) handelt es sich bei dem Rhinocerotiden von Can Julia um eine große Art von *Plesiaceratherium* mit langen und schwach abgeflachten unteren Incisiven und hohen, aber massiven Beinknochen. Die unteren Prämolaren zeigen eine Längsriefung

P4-Werte verschiedener Fundstellen



- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Sandelzhausen
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* La Romieu
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Rinnenthal
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Pfaffenzell
- ◇ *Plesiaceratherium platyodon* Holotyp Pont-de-Manne
- △ *Plesiaceratherium lumiarense* Beaugency
- ✕ *Hoploaceratherium tetradactylum* Sansan
- ✕ *Aceratherium incisivum* Howenegg
- *Alicornops simorreensis* Simone
- + *Alicornops simorreensis* Steinheim

P3-Werte verschiedener Fundstellen



- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Sandelzhausen
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* La Romieu
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Statzing
- ◇ *Plesiaceratherium platyodon* Holotyp Pont-de-Manne
- △ *Plesiaceratherium lumiarense* Beaugency
- ▲ *Plesiaceratherium lumiarense* Quinta das Pedreiras
- ✕ *Hoploaceratherium tetradactylum* Sansan
- ✕ *Aceratherium incisivum* Howenegg
- *Alicornops simorreensis* Simone
- *Alicornops simorreensis* Sansan
- + *Alicornops simorreensis* Steinheim

Abt. 84: Streudiagramme zu den metrischen Merkmalen bei  $P^1 - P^4$  von *Plesiaceratherium* und Vergleichsarten verschiedener Fundstellen.



an der Außenwand und eine schwach abgeflachte Protoconid-Ecke. Die Autoren bemerken, daß das Typus-Material die Unterkiefer-Bezahlung und einige Beinknochen von einem Individuum umfaßt. Das Material wurde zunächst getrennt von den anderen Arten wegen der massiven unteren Incisiven; deren schwache Abflachung mit ovalem Querschnitt und schwache Krümmung paßt jedoch nicht zu *Hoploaceratherium tetradactylum*. Nach DEFA & HEISSIG hat *Plesiaceratherium mirallesi* eine schwach abgeflachte Protoconidkante an den unteren Prämolaren und eine ganz tiefe Außenfurche; das labiale Cingulum ist als deutliche Leiste oberhalb der Basis am Trigonid konzentriert oder auch als starker Riegel in der Außenfurche.

Die Autoren weisen nochmals daraufhin, daß die am wenigsten bekannte *Plesiaceratherium*-Art *mirallesi* aus dem Burdigal von Vallés-Penedés ist. Sie ist sehr groß verglichen mit anderen Aceratherini und kann deshalb nach DEFA & HEISSIG nicht der Ahne von einer der anderen Arten sein. Die Riefung und Abflachung der Außenwand der unteren Prämolaren ist das stärkste Argument, um die Art *mirallesi*

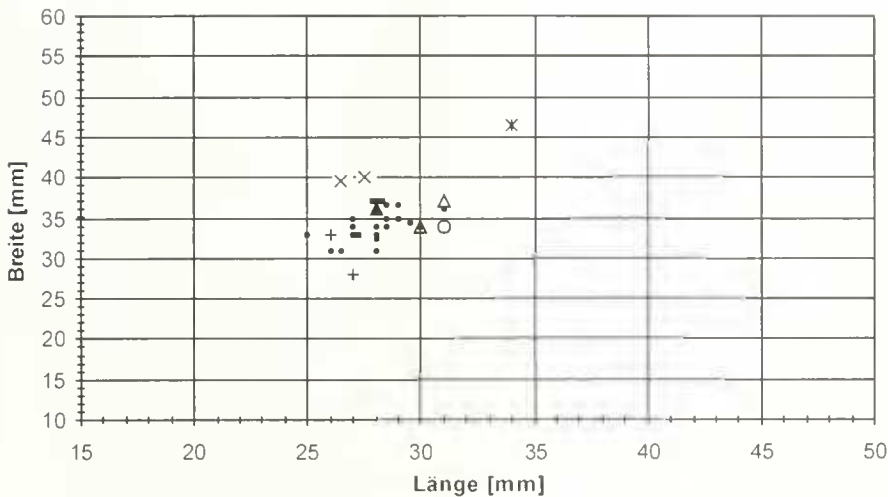
zur Gattung *Plesiaceratherium* zu stellen. Die Annahme der Autoren, daß es sich in Georgensgmünd und Petersgmünd (Bayern) um eine großwüchsige Form von *Plesiaceratherium mirallesi* handelt, wird wieder verworfen; an diesen Lokalitäten tritt nur *Hoploaceratherium tetradactylum* auf.

CARDENO & NIETO (1995), die die Arten *platyodon* und *mirallesi* zur Gattung *Protaceratherium* stellen, sind der Meinung, daß es sich bei *Plesiaceratherium* um ein Synonym von *Protaceratherium* handelt. Dagegen spricht, daß *Protaceratherium* als autochthone Rhinocerotide in Europa (MN 1) bekannt ist, wohingegen die ersten Plesiaceratherien Einwanderer aus Asien waren [bekannt aus den Bugti-Beds (MN 3), Baluchistan].

Während eines Aufenthaltes in Toulouse konnte die Autorin am dortigen Naturkundemuseum Material von *Plesiaceratherium mirallesi* aus Montréal-du-Gers (Béon) untersuchen und zum Vergleich mit in diese Arbeit einbeziehen:

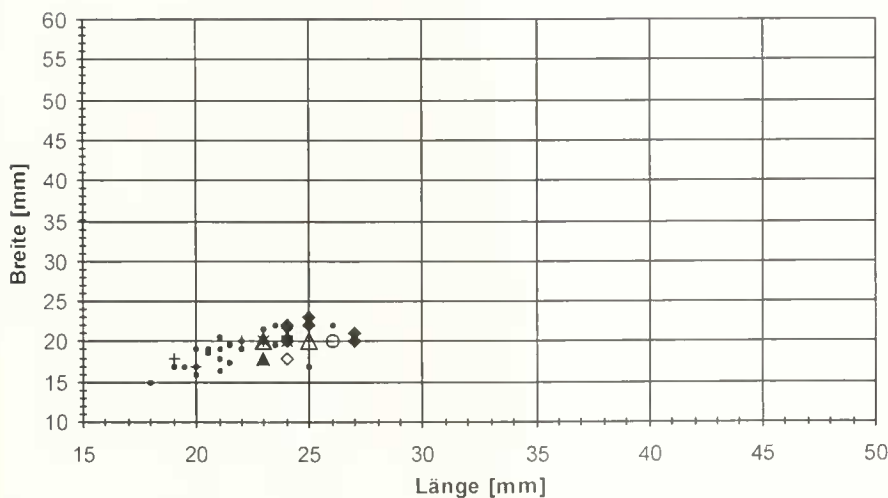
Von den oberen Prämolaren besitzt der P<sup>2</sup> kein externes Cingulum; linguales, anteriores und posteriores Cingulum

#### P2-Werte verschiedener Fundstellen



- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Sandelzhausen
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* La Romieu
- △ *Plesiaceratherium lumiarense* Beaugency
- ▲ *Plesiaceratherium lumiarense* Quinta das Pedreiras
- ✱ *Hoploaceratherium tetradactylum* Sansan
- ✕ *Aceratherium incisivum* Howenegg
- *Alicornops simorreensis* Simorre
- ▬ *Alicornops simorreensis* Sansan
- + *Alicornops simorreensis* Steinheim

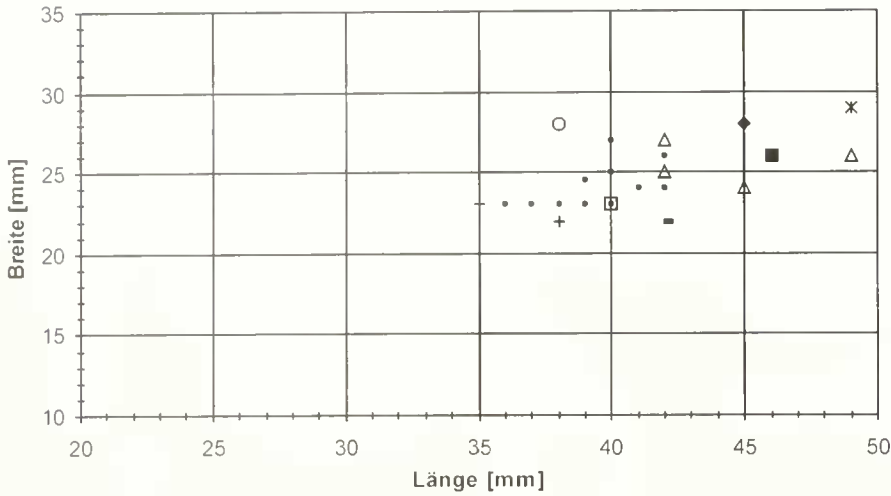
#### P1-Werte verschiedener Fundstellen



- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Sandelzhausen
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* La Romieu
- ◆ *Plesiaceratherium mirallesi* Montreal
- ◇ *Plesiaceratherium platyodon* Holotyp Pont-de-Manne
- △ *Plesiaceratherium lumiarense* Beaugency
- ▲ *Plesiaceratherium lumiarense* Quinta das Pedreiras
- ✱ *Hoploaceratherium tetradactylum* Sansan
- + *Alicornops simorreensis* Steinheim

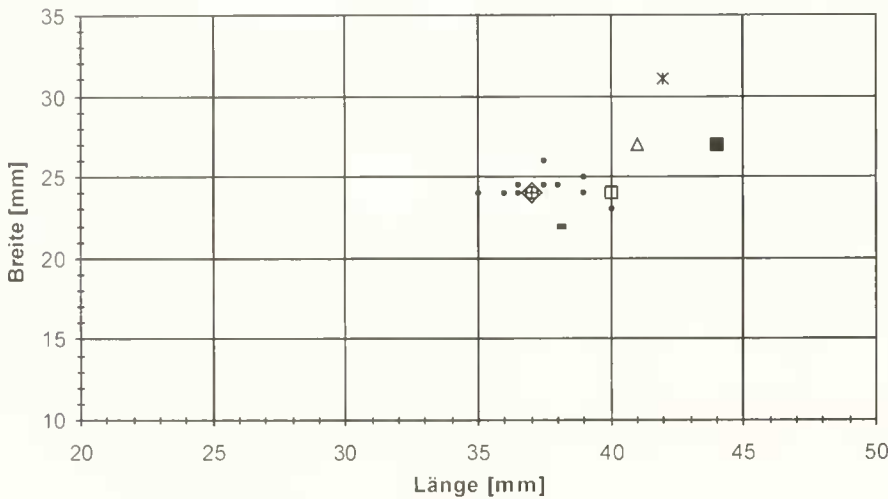
Abb 84: Fortsetzung.

m3-Werte verschiedener Fundstellen



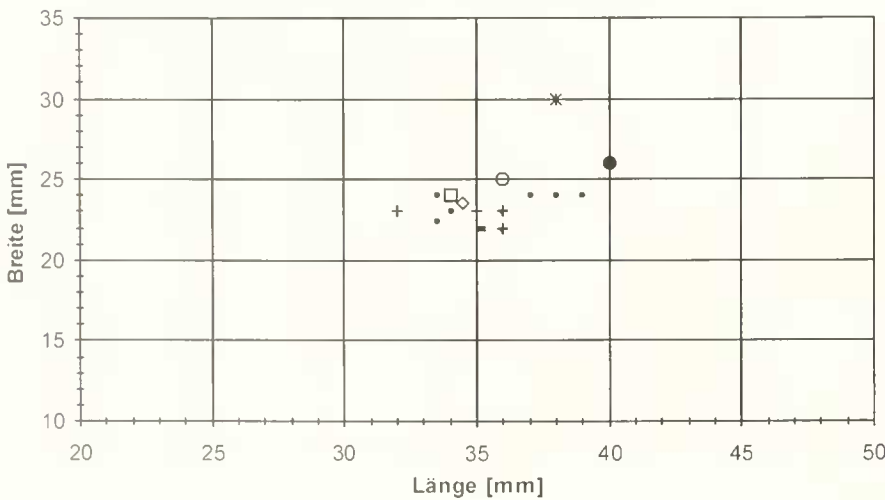
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Sandelzhausen
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* La Romieu
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Pfaffenzell
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Thannhausen
- ◆ *Plesiaceratherium miralles* Montreal
- △ *Plesiaceratherium lumiarense* Beaugency
- ✕ *Hoploaceratherium tetradactylum* Sansan
- *Alicornops simorreensis* Simorre
- + *Alicornops simorreensis* Steinheim

m2-Werte verschiedener Fundstellen



- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Sandelzhausen
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* La Romieu
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Pfaffenzell
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Thannhausen
- ◇ *Plesiaceratherium platyodon* Pont de Manne
- △ *Plesiaceratherium lumiarense* Beaugency
- ✕ *Hoploaceratherium tetradactylum* Sansan
- *Alicornops simorreensis* Simorre
- + *Alicornops simorreensis* Steinheim

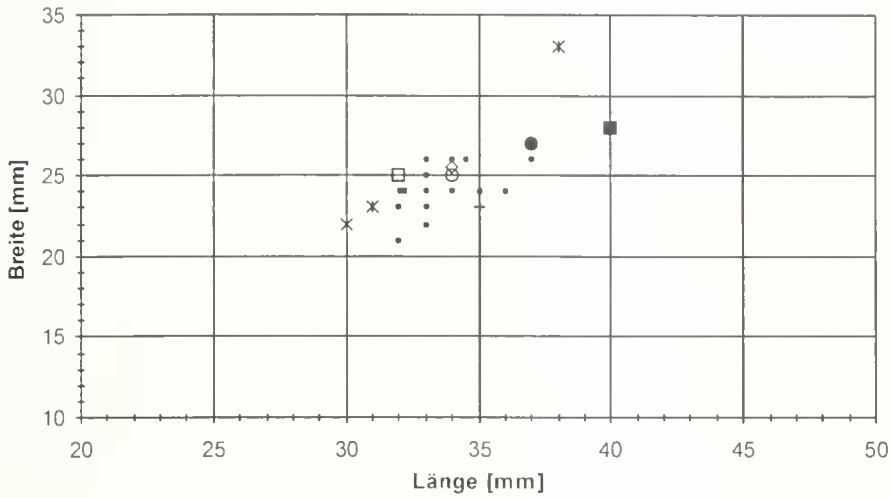
m1-Werte verschiedener Fundstellen



- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Sandelzhausen
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* La Romieu
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Rinnenthal
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Thannhausen
- ◇ *Plesiaceratherium platyodon* Pont de Manne
- ✕ *Hoploaceratherium tetradactylum* Sansan
- *Alicornops simorreensis* Simorre
- + *Alicornops simorreensis* Steinheim

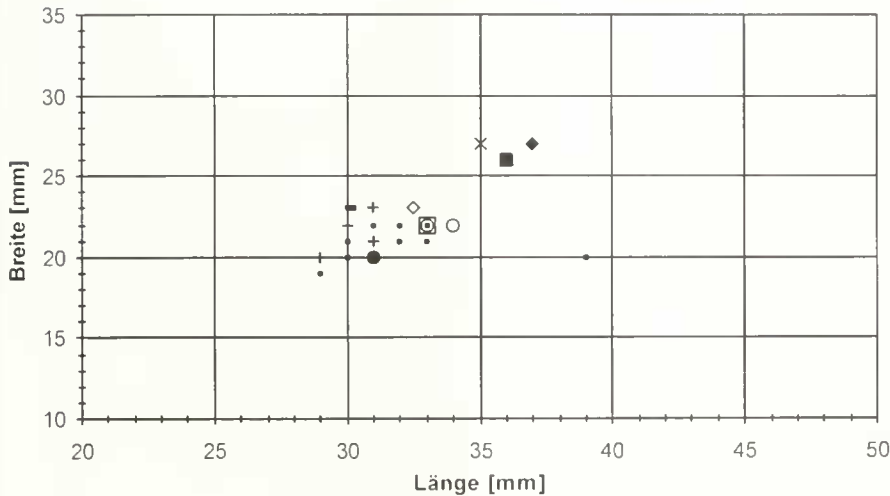
Abb. 5: Streudiagramme zu den metrischen Merkmalen bei  $M_1 - M_3$  von *Plesiaceratherium* und Vergleichsarten verschiedener Fundstellen.

## p4-Werte verschiedener Fundstellen



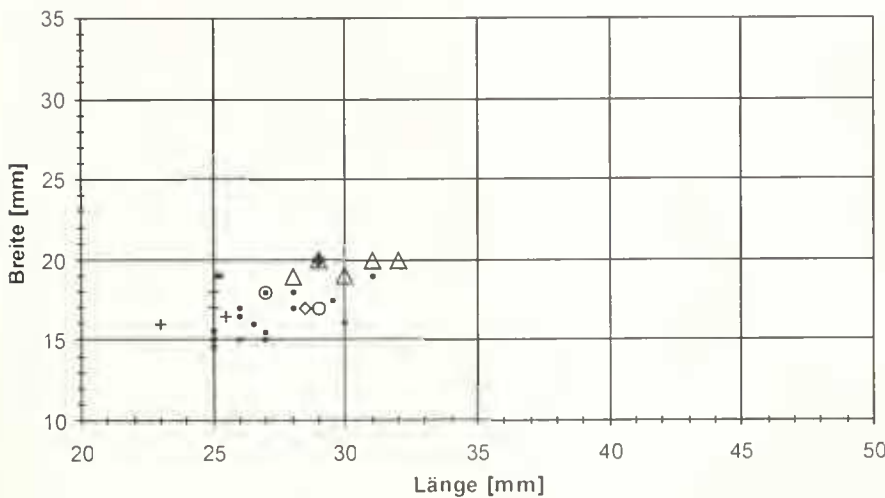
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Sandelzhausen
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* La Romieu
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Rinnenthal
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Pfaffenzell
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Thannhausen
- ◇ *Plesiaceratherium platyodon* Pont de Manne
- × *Hoploaceratherium tetradactylum* Sansan
- *Alicornops simorreensis* Simorre
- + *Alicornops simorreensis* Steinheim

## p3-Werte verschiedener Fundstellen



- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Sandelzhausen
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* La Romieu
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Pfaffenzell
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Thannhausen
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Derching
- ◆ *Plesiaceratherium miralles* Montreal
- ◇ *Plesiaceratherium platyodon* Pont de Manne
- × *Hoploaceratherium tetradactylum* Sansan
- *Alicornops simorreensis* Simorre
- + *Alicornops simorreensis* Steinheim

## p2-Werte verschiedener Fundstellen



- *Plesiaceratherium fahlbuschi* Sandelzhausen
- *Plesiaceratherium fahlbuschi* La Romieu
- ◆ *Plesiaceratherium miralles* Montreal
- ◇ *Plesiaceratherium platyodon* Pont de Manne
- △ *Plesiaceratherium lumiarense* Beaugency
- *Alicornops simorreensis* Simorre
- + *Alicornops simorreensis* Steinheim

Abb. 86: Streudiagramme zu den metrischen Merkmalen bei  $P_3$  -  $P_2$  von *Plesiaceratherium* und Vergleichsarten verschiedener Fundstellen.

bilden jedoch eine starke, durchgehende Leiste; die Crista fehlt, das Crochet ist klein und einfach gefaltet, Furchen sind nicht ausgebildet. Die Cingula am  $P^1$  sind wie am  $P^2$  entwickelt, die Crista ist klein, das Crochet als einfacher Sporn ausgebildet, der Medisinus eng, eine hintere Protoconusfurchung ganz schwach angedeutet, Mesostyl und Metaconusrippe fehlen an der Externseite. Am  $P^1$  ist eine starke Verschmelzung zwischen Hypoconus und Protoconus im Medisinus ausgebildet; bei  $P^2$  und  $P^3$  ist sie zwar auch vorhanden, aber schwächer.

Obere Molaren: am  $M^1$  ist das posteriore Cingulum als starke Leiste ausgebildet, nimmt ca.  $1/3$  der Außenwand ein und geht lingual um den Hypoconus herum in das linguale Cingulum über und endet im Medisinus. Eine vordere Hypoconusfurchung ist ausgebildet, jedoch nicht sehr tief, der Medisinus ist weit ohne Zapfenbildung. Die hintere Protoconusfurchung ist besonders stark und tief ausgebildet, d. h. Antecrochet und Protoconus sind okklusal abgeschnürt; der Protoconus ist basal ganz breit, die vordere Protoconusfurchung ist schwächer. Der  $M^2$  zeigt kein Außencingulum, Metaconusrippe und Mesostyl fehlen. Das linguale Cingulum ist als Riegel zwischen Hypoconus und Protoconus erkennbar. Die hintere Protoconusfurchung ist tief und markant, so daß das Antecrochet okklusal stark abgeschnürt erscheint; Crochet und vordere Protoconusfurchung sind schwach ausgebildet. Die Merkmale am  $M^1$  sind denen von  $M^2$  vergleichbar.

Untere lakteale Prämolaren: die Außenwand des  $D_2$  ist gerunzelt, das linguale Cingulum als Riegel in der rudimentären Trigonid- und besonders in der Talonid-Grube entwickelt. Am  $D_3$  ist das Paralophid gespalten, eine Protoconidfalte angedeutet, die Außenwand ebenso gerunzelt. Der  $D_3$  zeigt ein labiales, leistenartiges Cingulum nur am Trigonid und als Riegel in der Außenfurchung; lingual sind zwei Cingulum-Riegel nur im Ausgang von Talonid- und Trigonidgrube vorhanden.

Incisiven: es liegen einige Symphysen vor mit großen Alveolen für die  $I_2$  (Durchmesser 31 und 22 mm); die kleinen  $I_1$  Alveolen sind auf die Unterseite (Labialseite) gerutscht (Durchmesser 5 und 11 mm). Die wenigen aus Sandelzhausen bekannten  $I_1$  konnten noch nicht alle eindeutig systematisch zugeordnet werden, sind aber deutlich kleiner als die von *Plesiaceratherium mirallesi* in Montréal.

Die unteren männlichen  $I_2$  aus Montréal sind – im Gegensatz zu den fast geraden von *Plesiaceratherium fablbuschi* aus Sandelzhausen (Durchmesser 30 und 21 mm) und den großen, ebenfalls nur leicht gekrümmten  $I_2$  von *Plesiaceratherium mirallesi* aus Can Julia (Durchmesser 37 und 24 mm) – stark gekrümmt (Durchmesser 26 und 19 mm). Untere weibliche Incisiven sind noch nicht bekannt. Die vorliegenden oberen  $I^1$  von *mirallesi* aus Montréal ähneln in Größe und Aussehen dem von CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOIS (1955) abgebildeten oberen  $I^1$  aus Can Julia (Taf. 2, Fig. 4, 4a) und unterscheiden sich deutlich von den längeren, schlankeren und deutlich gekrümmten  $I^1$  von *Plesiaceratherium fablbuschi* aus Sandelzhausen. Ob es sich bei den  $I^1$  aus Montréal um Zähne von männlichen oder weiblichen Individuen handelt, ist noch unklar.

Abschließend kann gesagt werden, daß die systematische Einordnung der Art *mirallesi* zur Gattung *Plesiaceratherium* berechtigt ist: die Riefung und Abflachung der Außenwand

der unteren Prämolaren sind – wie schon von DEFA & HEISSIG (1986) bemerkt – das stärkste Argument für diese Zuordnung. Die Arten *fablbuschi* und *mirallesi* besitzen vollständig molarisierte Prämolaren und zeigen Übereinstimmungen in den morphologischen Merkmalen; die Zähne von *mirallesi* sind jedoch insgesamt deutlich größer, besonders im Incisivengebiß. Die Art *fablbuschi* zeigt stärkere Cingula, des Weiteren liegen die Zahngruben höher über der Basis. Beide Arten behalten unter den primitiven Aceratherinen als einzige ihre oberen  $I^1$  und zeigen keine Tendenzen zur Modernisierung.

#### *Plesiaceratherium platyodon* (MERMIER, 1895)

Historischer Überblick: MERMIER (1895) stellt anhand eines Unterkiefers mit kompletter Bezahnung aus Pont-de-Manne en Royans (Ober-Burdigal) die neue Art *Acerotherium platyodon* (gr. platys = flach) auf und bildet sie ab (Taf. 1). Bei weiteren Grabungen in Pont-de-Manne wurde auch noch der zu demselben Individuum gehörende Schädel gefunden, den MERMIER (1896) beschreibt und abbildet (Taf. 2, Fig. 1-4).

ROMAN & VIRET (1934) beschreiben die Säugetierfauna aus dem Burdigal von La Romieu, wo drei Rhinocerotiden auftreten: Neben den kleinen Zähnen von *Ceratorhinus tagicus* und den voluminösen Überresten von *Brachypotherium brachypus* wurden Zähne einer intermediären Form gefunden, die wegen des starken Cingulums nicht zu *Lartetotherium sansaniense* gestellt werden können. Die Autoren ordneten die Reste deshalb *Aceratherium platyodon* (MERMIER) zu.

BALFESIO, BATTISTA, DAVID & MEIN (1965) überarbeiten das von MERMIER beschriebene Material von *Aceratherium platyodon*. Der Holotypus (Schädel, Lyon, UCBL 99995; Unterkiefer, UCBL 99996) wird von den Autoren neu präpariert (das Stück war stark verdrückt), vermessen und abgebildet (Taf. 1, Fig. 1-3; Taf. 2, Fig. 1-3; Taf. 3, Fig. 1-2; Taf. 4, Fig. 1-3; Taf. 5, Fig. 1-2; Taf. 6, Fig. 1-2; Taf. 7, Fig. 1-2). HEISSIG (1972) äußert sich nur kurz zu *Aceratherium platyodon* und vermerkt, daß die Art einen modernen Schädelbau hat. Seiner Meinung nach könnte *platyodon* eine Seitenlinie von *Aceratherium* s. str. sein, deren Schädel frühzeitig modernisiert wurde.

GINSBURG & ANTUNES (1979) untersuchen die Rhinocerotiden des Mittel-Burdigals von Lissabon. *Aceratherium platyodon* ist dort schwach repräsentiert und scheint sich nicht von der typischen Form *Aceratherium platyodon* des unteren Burdigals von Pont-de-Manne en Royans zu unterscheiden.

Im Rahmen ihrer Revision zur Gattung *Plesiaceratherium* befassen sich DEFA & HEISSIG (1986) auch mit der Art *platyodon*. Nach ihrer revidierten Diagnose handelt es sich um eine mittelgroße Art von *Plesiaceratherium* mit langem Schädel.

DISKUSSION: Bei dem von MERMIER (1895) erwähnten Unterkiefer aus Pont-de-Manne von *Plesiaceratherium platyodon* handelt es sich um ein adultes Tier mit großen, abgeflachten  $I_2$ , die vom Autor als Caninen bezeichnet werden. Leider erlaubt der Unterkiefer keine Rückschlüsse auf das eventuelle Vorhandensein von  $I_1$ .

ROMAN & VIRET (1934) ordnen einige Reste aus La Romieu der Art *platyodon* zu. Auf Grund der Größe der Zähne, der lingualen Brücke zwischen Hypoconus und Antecrochet an

den oberen Prämolaren, sowie der Ausbildung und Höhe des lingualen Cingulums handelt es sich jedoch nach heutigem Wissen bei den von ROMAN & VIRET (1934: 29, Text-Abb. 11; Taf. 8, Fig. 1, 2, 5, 6; Taf. 9, Fig. 1, 3, 7) abgebildeten Stücken um die Art *Plesiaceratherium fahlbuschi*. Des Weiteren stellen die von ROMAN & VIRET (1934: Taf. 8, Fig. 3, 4; Taf. 9, Fig. 3, 6) abgebildeten Zähne wegen der Größe der Stücke vermutlich nicht *fahlbuschi* oder *platyodon* dar, sondern *Brachypotherium brachypus*.

GINSBURG & ANTUNES (1979) erwähnen eine reiche Nashorn-Fauna, die im ausgehenden Burdigal bei Lissabon auftritt: *Aceratherium* nov. sp. aff. *platyodon* unterscheidet sich nach Meinung der Autoren von *Aceratherium platyodon* durch eine starke Molarisierung der oberen Prämolaren, kann aber von dieser Form nicht der Abkömmling sein, denn das Crochet verbindet sich nicht mit der Crista. Im unteren Langhien ist *Aceratherium* nov. sp. aff. *platyodon* schwach repräsentiert und scheint sich von seinem Vorgänger aus dem vorherigen Niveau zu unterscheiden.

DEFA & HEISSIG (1986) beschreiben die Art *platyodon* als ein *Plesiaceratherium* mit schwach molarisierten oberen Prämolaren mit kurzem Metaloph und kurzer Postfossette. Die unteren Incisiven sind abgeflacht, die unteren Prämolaren zeigen eine externe Riefung. Die Autoren vermerken, daß *Plesiaceratherium platyodon* von den anderen Arten getrennt wird wegen des etwas breiteren Schädels. Die schwächste Furchung aller *Plesiaceratherien* an den oberen Prämolaren zeigt *platyodon*, wo sie jedoch auch am P<sup>2</sup> auftritt. Nach DEFA & HEISSIG zeigt sich die schwache Molarisierung der oberen Prämolaren bei *platyodon* hauptsächlich durch den kurzen Metaloph und die starke linguale Brücke, die die Innenhöcker verbindet; diese ist jedoch sehr variabel bei allen Arten von *Plesiaceratherium*. An den oberen Molaren von *platyodon* ist das Crochet schwach ausgebildet oder fehlt ganz. Die unteren Prämolaren zeigen nach Meinung der Autoren eine markante

Abflachung der Protoconidkante und eine noch tiefere Außenfurchung als *Plesiaceratherium fahlbuschi*; das Cingulum zieht entlang des Talonids bis zur Außenfurchung.

Die Art *platyodon* unterscheidet sich von *fahlbuschi* durch die nur schwach molarisierten und schwach gefurchten oberen Prämolaren; der von DEFA & HEISSIG (1986) erwähnte unterschiedliche Schädelbau der beiden Arten wurde von der Autorin nicht untersucht. Der Beschreibung der morphologischen Gebiß-Merkmale von *platyodon* durch DEFA & HEISSIG stimmt die Autorin zu. Die Zahnmerkmale des Holotyps von *Plesiaceratherium platyodon* aus Pont de Manne wurden in die Diagramme der Vergleichsfundstellen (Abb. 83-86) mit einbezogen. Die oberen Molaren, die unteren Molaren sowie die unteren Prämolaren liegen im Wertebereich der Sandelzhausener Zähne von *fahlbuschi*; nur der P<sup>4</sup> von *platyodon* ist länger, aber schmaler als die P<sup>4</sup> aus Sandelzhausen und der P<sup>3</sup> von *platyodon* ist kürzer und schmaler als die P<sup>3</sup> aus Sandelzhausen. Die Arten *fahlbuschi* und *platyodon* stimmen zwar in den metrischen Zahn-Merkmalen weitgehend überein, unterscheiden sich aber in der Ausprägung der morphologischen Zahn-Merkmale.

#### *Plesiaceratherium lumiarensis* (ANTUNES & GINSBURG, 1983)

Historischer Überblick: HEIZMANN, GINSBURG & BUTON (1980) erwähnen in ihrer Faunenliste von La Romieu *Aceratherium* (*Dromoceratherium*) *fahlbuschi*. ANTUNES & GINSBURG (1983) stellen die neue Art *lumiarensis* an Material der Sablière de Quinta de Pedreiras bei Lumiar, Lissabon auf. Als Holotypus wurde eine gut erhaltene vollständige Oberkiefer-Zahnreihe bestimmt (Maxilla dex mit P<sup>1</sup> - M<sup>3</sup>, Nr. 86, Taf. 4, Fig. 4). Als Diagnose geben die Autoren an, daß es sich bei *lumiarensis* um eine benachbarte, aber weiter entwickelte und größere Art als *Aceratherium platyodon* mit stärker molarisierten Prämolaren handelt.

	<i>platyodon</i>	<i>lumiarensis</i>	<i>fahlbuschi</i> (Sandelzhausen)
<b>Molarisierung der Prämolaren</b>	schwach	intermediär stärker als bei <i>platyodon</i> , schwächer als bei <i>fahlbuschi</i>	vollständig
<b>Verschmelzung zw. Protoconus und Hypoconus an den oberen Prämolaren</b>	vorhanden	vorhanden	nur bei 50% der P <sup>3</sup> und 46 % der P <sup>4</sup> noch vorhanden
<b>Ausbildung des Hypoconus</b>	schwach, d. h. kürzer als der Protoconus	noch etwas kürzer als der Protoconus	genauso lang wie der Protoconus
<b>Obere Molaren</b>	Crochet fehlt	Crochet vorhanden	meist als einfacher Sporn vorhanden
<b>Obere Prämolaren</b>	P <sup>3</sup> , P <sup>4</sup> lingual abgerundet	weniger abgerundet	lingual eckige Konturen an P <sup>3</sup> und P <sup>4</sup>
<b>Entwicklungsstufe der Art</b>	primitiv	intermediär	am weitesten entwickelt
<b>Crochet u. Crista an den oberen Prämolaren</b>	verbunden	nicht mehr verbunden	bei P <sup>2</sup> und P <sup>3</sup> ist eine Crista fast immer vorhanden und am P <sup>2</sup> sehr häufig, am P <sup>4</sup> gelegentlich und am P <sup>3</sup> selten mit dem Crochet verschmolzen

Tab. 102: Unterscheidungskriterien der *Plesiaceratherium*-Arten *platyodon*, *lumiarensis* und *fahlbuschi*.

GINSBURG & BULOY (1984) gehen auf die Fundstelle Bézian à la Romieu ein und beschreiben die ihrer Meinung nach dort reichlich vorhandene Art *lumiarensis*. Sie ordnen die Art der Gattung *Plesiaceratherium* zu und beschreiben die einzelnen Zahnpositionen. Der Vorschlag von DEEA (1983), innerhalb der Gattung *Plesiaceratherium* alle *Aceratherien* aus Europa mit langen Metapodien zu vereinigen (*Aceratherium platyodon*, *fablbuschi*, *mirallesi*), wird von GINSBURG & BULOY nicht gutgeheißen. DEEA & HEISSIG (1986) bemerken, daß von der Art *lumiarensis* weder Schädel noch Symphyse bekannt sind und auch das postcraniale Skelett noch nicht untersucht wurde.

**Diskussion:** ANTUNES & GINSBURG (1983) weisen in ihrer Arbeit über die miozänen Nashörner von Lissabon darauf hin, daß „*Aceratherium*“ *lumiarensis* aus dem Ober-Burdigal klar fortgeschrittener im Vergleich zu seinem Vorfahren *Aceratherium platyodon* aus dem Mittel-Burdigal ist.

**Unterschiede:** „*Aceratherium*“ *platyodon* ist primitiver: Die Prämolaren P<sup>1</sup> und P<sup>2</sup> sind lingual abgerundet und der Hypoconus ist kürzer als der Protoconus; bei *lumiarensis* sind die oberen Prämolaren lingual weniger abgerundet. An den Molaren von „*Aceratherium*“ *lumiarensis* erscheint ein Crochet, das bei „*Aceratherium*“ *platyodon* nicht existiert. An den letzten Prämolaren von „*Aceratherium*“ *platyodon* verbinden sich Crochet und Crista, nicht mehr bei „*Aceratherium*“ *lumiarensis*; außerdem ist die Art *platyodon* etwas kleiner. Im Gegensatz dazu ist *fablbuschi* weiter entwickelt: die oberen Prämolaren dieser Art sind stärker molarisiert. Die Brücke, die Protoconus und Hypoconus bei *platyodon* und *lumiarensis* verbindet, ist hier verschwunden wie übrigens auch bei „*Aceratherium*“ *tetradactylum*. Vergleiche mit „*Aceratherium*“ *mirallesi* sind nach Meinung von ANTUNES & GINSBURG (1983) schwierig, da diese Art rar repräsentiert ist. Es ist jedoch eine Form, die sich von denen aus Lissabon unterscheidet, da die Metapodien andere Proportionen haben.

Die Autoren stellen das „*Aceratherium*“ aus Lissabon zwischen das ältere und primitivere „*Aceratherium*“ *platyodon* (mit einer mehr rundlichen internen Kontur an den oberen Prämolaren und einem noch schwachen Hypoconus) und das jüngere und weiterentwickelte „*Aceratherium*“ *fablbuschi* (mit eher eckigen Konturen am P<sup>1</sup> und P<sup>2</sup> und einem Hypoconus, der genauso wie der Protoconus entwickelt ist). ANTUNES & GINSBURG (1983) vergleichen die Art *lumiarensis* aus Lissabon mit dem „*Aceratherium*“ aus La Romieu von nahezu demselben Alter und vermuten, daß es sich dort um dieselbe Art handelt. Die Prämolaren aus La Romieu zeigen auch eine eckige interne Kontur, der Hypoconus ist gut entwickelt, Crista und Crochet sind nicht verschmolzen. Nach Meinung der Autoren kann diese Form nicht zu *fablbuschi* gestellt werden, da die oberen Prämolaren zu breit sind; der Hypoconus ist noch zu kurz im Vergleich zum Protoconus und es ist noch eine interne Verschmelzung zwischen Protoconus und Hypoconus wie bei der Form aus Lissabon ausgebildet. Die Art *lumiarensis* aus dem Becken von Lissabon unterscheidet sich also nach ANTUNES & GINSBURG deutlich von der älteren Form „*Aceratherium*“ *platyodon*, sowie den jüngeren und weiterentwickelten Arten *fablbuschi* und *tetradactylum* und ist identisch mit den Stücken aus La Romieu von benachbartem Alter. Die Autoren meinen, daß die Verschmelzung zwischen Hypoconus

und Protoconus bei den Arten *platyodon* und *lumiarensis* vorhanden ist und bei *fablbuschi* fehlt. An neuem Material aus Sandelzhausen kann jedoch gezeigt werden, daß bei 50% der oberen P<sup>1</sup> eine Verschmelzung ausgebildet ist; bei den oberen P<sup>2</sup> aus Sandelzhausen überwiegen zwar Zähne ohne Verschmelzung zwischen Hypoconus und Protoconus, sie wird aber bei 46% der P<sup>2</sup> ebenfalls ausgebildet. An den oberen Prämolaren der Art *fablbuschi* ist fast immer eine Crista vorhanden (besonders an P<sup>1</sup> und P<sup>2</sup>), die am P<sup>2</sup> sehr häufig, am P<sup>1</sup> gelegentlich und am P<sup>3</sup> selten mit dem Crochet verschmolzen ist.

Bei den von GINSBURG & BULOY (1984, Taf. 1, Fig. 1-14) als *Plesiaceratherium lumiarensis* abgebildeten Zähnen handelt es sich nach Meinung der Autorin um *Plesiaceratherium fablbuschi*; die Zähne zeigen zwar mit *fablbuschi* vergleichbare morphologische Merkmale, sind allerdings deutlich größer.

Nach DEEA & HEISSIG (1986) zeigen die oberen Prämolaren von *lumiarensis* eine intermediäre Molarisationsstufe zwischen *Plesiaceratherium platyodon* und *Plesiaceratherium fablbuschi*; die Autorin schließt sich dieser Meinung an.

GINSBURG (freundl. mündl. Mitt.) ist der Meinung, daß es sich bei den Stücken der Fundstelle Beaugency-Tavers um *Plesiaceratherium lumiarensis* handelt. Die Autorin, die Stücke von dieser Fundstelle untersucht hat, stimmt GINSBURG zu, da sich die Zähne nach den in Tab. 102 aufgeführten Kriterien zu *lumiarensis* stellen lassen. HEISSIG bestimmte Fossilien aus Beaugency-Tavers als *Plesiaceratherium cf. fablbuschi*. Die Autorin stellte bei der Untersuchung von Zähnen verschiedener Fundstellen fest, daß die Zähne aus Beaugency zwar deutlich größer sind als die Stücke aus Sandelzhausen, sich aber in den morphologischen Merkmalen stark ähneln.

Es stellt sich die Frage, ob die Art *lumiarensis* ein Synonym zu *fablbuschi* darstellt oder ob es sich um zwei Arten handelt, die sich lokal gegenseitig vertreten, wobei die etwas größere Art *lumiarensis* in Frankreich, Spanien und Portugal und die Art *fablbuschi* in Deutschland und Frankreich (?) auftritt. Die Autorin ist der Meinung, daß es sich um zwei Arten handelt, von denen *fablbuschi* außer in Deutschland auch in Bézian à la Romieu vorkommt und *lumiarensis* neben Fundstellen in Portugal auch in Beaugency-Tavers auftritt. Anhand der Kriterien in Tab. 102 sind die morphologischen Merkmale von *lumiarensis* und *fablbuschi* vergleichbar, nicht jedoch die metrischen Merkmale; *lumiarensis* aus Beaugency zeigt nicht nur größere adulte, sondern auch deutlich größere laktoale Zähne. Auffallend ist jedoch, daß die Art *lumiarensis*, die auf allen Zahnpositionen größere Zähne als *fablbuschi* zeigt, einen kleineren unteren weiblichen Incisiven besitzt als *fablbuschi*. Untere männliche Incisiven von *lumiarensis* stehen zum Vergleich leider nicht zur Verfügung.

### 3.2.14 Vergleiche mit weiteren *Aceratherien*-Gattungen

#### *Hoploaceratherium tetradactylum* (LARTET, 1837)

**Historischer Überblick:** GINSBURG (1974) befaßt sich mit den Rhinocerotiden aus Sansan: *Aceratherium tetradactylum* ist dort durch mehrere komplette Schädel sowie ei-

nige Unter- und Oberkiefer repräsentiert. HEISSIG (1976: 64) gibt für die Arten *tetradactylum* und *incisivum* eine Synonymieliste an und bemerkt, daß der Name *tetradactylum* vor kurzer Zeit noch für alle obermiozänen primitiven *Aceratherium*-Arten mit Ausnahme von *A. simorreensis* verwendet wurde. Dies war deshalb zulässig, weil Vierzehigkeit und Hornlosigkeit bei diesen Arten weit verbreitet sind. Viele obermiozäne Formen können jedoch nicht mit der Typusart *tetradactylum* aus Sansan in Verbindung gebracht werden, da von der Typokalität Schädel vorliegen, die einen deutlichen kleinen Hornstuhl tragen, keine persistierende I<sup>1</sup>, große Backenzähne und obere Prämolaren besitzen, deren Innencingulum reduziert ist. In seiner Diagnose (Neufassung) beschreibt HEISSIG (1976: 64) die Art *tetradactylum* als große Art der Gattung *Aceratherium* mit kleinem, terminalem Hornstuhl, wobei fraglich bleibt, ob dieser Hornstuhl nur bei den Männchen auftritt.

GUFRIN (1980) beschreibt die Art *tetradactylum* als ein *Aceratherium* von mittlerer Statur, die in Sansan (Frankreich, Mittelmiozän, MN 6) definiert wurde, reichlich in den Säugetierzonen MN 6 und 7 vorkommt und bis in Zone MN 9 nachgewiesen werden kann. Die räumliche Ausdehnung dieser Art ist beträchtlich: außerhalb von Spanien (mehr als 6 Fundstellen) findet man sie in Frankreich (SW und SE), W-Deutschland (wesentlich: Steinheim), sowie an einem guten Dutzend weiteren Fundstellen in W-Europa. Sie existiert auch in Österreich (WANG 1929, THENIUS 1951) und sogar in der Türkei (HEISSIG 1976).

Die Art *tetradactylum* LARFET, 1837 wurde zur Typus-Art der von GINSBURG & HEISSIG (1989) neu aufgestellten Gattung *Hoploaceratherium* bestimmt, seit geklärt wurde, daß die Unterschiede von *A. tetradactylum* zu *A. incisivum* (KAUP, 1832) den Art-Level übersteigen. Autoren wie OSBORN (1900) separierten die Art *tetradactylum* als Vorfahren von *A. incisivum* des oberen Miozäns von Eppelsheim. Bessere Kenntnis der Aceratherini bestätigte, daß die Merkmale, die beiden Arten gemein sind, tatsächlich den Rang des Tribus haben. Nach heutigen Kenntnissen übersteigen die Unterschiede in der Merkmalsausprägung der Arten *tetradactylum* und *incisivum* weit die mögliche Variation innerhalb einer Gattung. Deshalb schlagen GINSBURG & HEISSIG den neuen Gattungsnamen *Hoploaceratherium* für die Art *tetradactylum* vor.

Diskussion: GINSBURG (1974) beschreibt „*Aceratherium*“ *tetradactylum* aus Sansan: Die Incisiven sind sehr kräftig, die oberen Prämolaren viereckig mit einem starken, internen

Cingulum. Die oberen Molaren besitzen ein starkes Anterochet, der M<sub>1</sub> ist kürzer als der M<sub>2</sub>. Nach der Meinung von GINSBURG stammt „*Aceratherium*“ *tetradactylum* von „*Aceratherium platyodon*“ des Burdigals ab und kommt bis ins obere Vindobon vor.

HEISSIG (1976) beschreibt die Zähne von *tetradactylum*: Die unteren I<sub>2</sub> sind groß, schwach gekrümmt, die oberen I<sup>1</sup> nicht persistent. Die Backenzähne sind breit, wobei die oberen eine kurze Postfossette zeigen. Die semimolariformen Prämolaren besitzen teilweise ein reduziertes Innencingulum; der untere P<sub>1</sub> ist etwas verkleinert, bleibt aber lang und schlank. GUFRIN (1980) bemerkt, daß HEISSIG (1976) für diese Art nicht persistente I<sup>1</sup> angibt, wohingegen sich GINSBURG (1974) für obere und untere sehr kräftige Incisiven ausspricht. Nach GUFRIN sind die Backenzähne von *tetradactylum* stark brachyodont.

ANTUNES & GINSBURG (1983) äußern sich nur kurz zur Art *tetradactylum* und bemerken, daß an den oberen Prämolaren zwischen Hypoconus und Protoconus keine linguale Brücke ausgebildet ist; an den beiden hinteren oberen Prämolaren sind Hypoconus und Protoconus gleich stark entwickelt. GINSBURG & BUIOT (1984) bemerken, daß es bei „*A.*“ *tetradactylum* zu einer extremen Crochet-Entwicklung kommt, die an P<sup>2</sup> - M<sup>3</sup> die Crista bei den meisten Individuen verbindet.

Nach DEFA & HEISSIG (1986) besitzt die Art *tetradactylum* dicke untere I<sub>2</sub> mit rundlichem Kronenquerschnitt, wenn auch die Krone nach lingual geweitet ist. Gelegentlich tritt ein I<sub>1</sub> auf; das Diastema ist ganz kurz wie auch die Symphyse. An den oberen Backenzähnen sind nur schwache Mesostyl- und Metaconus-Rippen ausgebildet, der Paraconus ist lang und stumpf, hat nach posterior keine klare Begrenzung und liegt vor der Mitte der Außenwand. Da „*A.*“ *tetradactylum* sein terminales Horn beibehalten hat, kann die Gattung nach DEFA & HEISSIG (1986) nicht mit *Plesiaceratherium* verknüpft werden.

GINSBURG & HEISSIG (1989) stellen den neuen Gattungsnamen *Hoploaceratherium* für die Typusart *tetradactylum* auf. Ihre Diagnose lautet: primitiver Aceratherine mit einem schwachen Hornbuckel auf der Spitze der unverschmolzenen Nasalia bei den Männchen. Die oberen Incisiven fehlen, die unteren I<sub>2</sub> sind vergrößert und mäßig stark gebogen; für die I<sub>1</sub> ist kein Platz in der schmalen Symphyse, sofern sie vorhanden sind, sind diese Zähne labial plaziert. Unterschiede und Verwandtschaften nach GINSBURG & HEISSIG: Die Gattung *Hoploaceratherium* unterscheidet sich von allen europäischen Aceratherini durch die Beibehaltung eines primitiven Horn-Typs und ist

	<i>Plesiaceratherium fahlbuschi</i>	<i>Hoploaceratherium tetradactylum</i>
<b>Stratigraphische Verbreitung</b>	MN 5 - MN 6	MN 6 - MN 9
<b>Hornausbildung</b>	hornlos	behalt einen primitiven Horn-Typ bei (nur bei den Männchen ?)
<b>Obere I<sup>1</sup></b>	vorhanden	fehlen
<b>Untere I<sub>2</sub></b>	kleiner als bei <i>tetradactylum</i> , schwach gekrümmt und stark abgeflacht	die Größe überschreitet die aller anderen europäischen Gattungen, mäßig stark gekrümmt mit rundlichem Querschnitt
<b>Obere Prämolaren</b>	vollständig molarisiert mit ununterbrochenem Innencingulum	semimolariform mit reduziertem Innencingulum

Tab. 103: Unterscheidungskriterien von *Plesiaceratherium fahlbuschi* und *Hoploaceratherium tetradactylum*.

die erste Gattung in Europa mit einem totalen Verlust der oberen Incisiven. Die Größe der unteren  $I_2$  überschreitet die aller anderen europäischen Gattungen.

Verglichen mit *Plesiaceratherium* sind die wichtigsten Merkmale von *Hoploaceratherium* das Vorhandensein eines Horns und das Fehlen der oberen Incisiven. Einige Tendenzen bei *Plesiaceratherium* sind ähnlich, aber auf einer primitiveren Stufe. Das schließt die beginnende Reduktion der oberen und die schwache Krümmung der unteren Incisiven ein. Die starke Abflachung der unteren  $I_2$  steht in Kontrast zu *Hoploaceratherium*. Die langen schlanken Beine von *Plesiaceratherium* wurden als primitiver angesehen als die massiveren von *Hoploaceratherium*. Die Arten *tetradactylum* und *incisivum* sind in mehreren Merkmalen moderner als die Arten *mirallesi* und *fablbuschi*.

Das Vorhandensein oder Fehlen von oberen Incisiven bei *Aceratherium* von der Typ-Lokalität ist nach GINSBURG & HEISSIG (1989) noch eine ungelöste Frage. Bei der Rekonstruktion von KAUP (1832) wurde der Typusschädel mit einem sehr langen Incisiven versehen, der unzweifelhaft zu *Brachypotherium goldfussi* gehörte. Des Weiteren zeigen beschriebene Exemplare aus Höwenegg das Vorhandensein eines kleinen  $I^1$ ; dieser Schädel ist jedoch zu klein verglichen mit dem Holotyp.

Schlußfolgerung: *Hoploaceratherium* ist deutlich getrennt von allen bekannten Gattungen der Aceratherini. Einige Ähnlichkeiten zu späteren Formen können phylogenetische Verwandtschaften anzeigen. Nach GINSBURG & HEISSIG (1989) können eines Tages selbst einige hergeleitete Formen anderer Kontinente zu dieser Gattung zurückverfolgt werden, der primitivsten aller behörnten Aceratherini.

Untere Milchzähne und  $P^1$  von  
*Hoploaceratherium tetradactylum* aus Sansan  
im Vergleich mit Zähnen aus Sandelzhausen  
( $D_4$  dex, Sa 6377;  $D_3$  dex, Sa 6373;  $D_2$  dex, Sa 6376)

Die Morphologie der  $D_4$  von *Hoploaceratherium tetradactylum* aus Sansan und der  $D_4$  von *Plesiaceratherium fablbuschi* aus Sandelzhausen ist recht ähnlich. Das linguale und besonders das labiale Cingulum ist bei *fablbuschi* variabler, die Zähne aus Sansan generell etwas größer. An der labialen und posterioren Zahnseite zeigt *fablbuschi* eine deutliche Längsrundung.  $D_2$  von *fablbuschi* ist etwas kleiner, das antero- und postero-labiale Cingulum markanter und die Längsrundung an der Außenwand deutlicher; eine Außenfurchung ist noch schwach erkennbar. Der weit nach hinten gebogene Metalophid-Innenschenkel ist nie mit dem Entoconid verbunden.  $D_2$  von *tetradactylum* ist anterior wie posterior gleich breit, wohingegen sich der  $D_2$  bei *fablbuschi* nach vorne verschmälert. In der Länge sind die  $D_3$  von *fablbuschi* größer, in der Breite mit *tetradactylum* vergleichbar. Ein linguales Cingulum fehlt bei *fablbuschi* und das Parolophid ist meist zweiästig ausgebildet.

Die  $P^1$  von *Hoploaceratherium tetradactylum* aus Sansan sind deutlich größer als die von *fablbuschi*. Ein anteriores Cingulum ist bei *tetradactylum* meist als zarter Saum, das posteriore als starker Wulst ausgebildet. Von den beiden Querjochen fehlt der Protoloph wie bei *Prosantorhynchus germanicus*;

das hintere Joch, der Metaloph, ist an der internen Anheftungsstelle am Ectoloph oft sehr schmal und verbreitert sich nach lingual. Bei *fablbuschi* ist der Protoloph zwar deutlich reduziert, d. h. kürzer und schmaler, aber noch ausgebildet.

Anhand der Längen- und Breitenwerte in den Diagrammen der Vergleichsfundstellen (Abb. 83-86) wird deutlich, daß *Hoploaceratherium tetradactylum* auf nahezu allen Zahnpositionen von den untersuchten Vergleichsarten und -gattungen die größten Zähne besitzt.

#### *Aceratherium incisivum* KAUP, 1832

Allgemeiner Überblick: *Aceratherium incisivum* wird in der älteren Literatur sehr häufig genannt und von vielen Fundorten beschrieben. Da ein Vergleich der Art *incisivum* von all diesen Lokalitäten mit *Plesiaceratherium fablbuschi* in dieser Arbeit zu weit führen würde, beschränkt sich die Autorin auf einen Vergleich mit dem besten Material von *Aceratherium incisivum*, das aus Höwenegg stammt und von HUNERMANN (1982, 1989) beschrieben wurde.

Die Art *incisivum* ist von mittelgroßer bis großer Statur, hornlos und wurde anhand von Material aus Eppelsheim definiert. HEISSIG (1972a: 59) erwähnt die Ungewißheit des Ursprungs des Typusmaterials. KAUP (1832) hat Stücke beschrieben, die hauptsächlich aus Eppelsheim stammen, ebenso aus Budenheim, bekannt als Fundstelle aus dem Unter-Miozän (TORIEN 1968), die jedoch auch eine Fauna von vallesischem Alter geliefert hat (HUNERMANN 1968). Des Weiteren führt KAUP auch weniger wichtige Fundorte auf. Nach HEISSIG (1972a: 59) umfaßt das Originalmaterial von KAUP mehrere Arten; ein Holotypus wurde nicht benannt.

*A. incisivum* erscheint im unteren Vallesium (MN 9) bis Ende des Turoliums (MN 13). GUERIN (1980) belegt das Vorkommen dieser Art an 23 Fundorten. *A. incisivum* ist bekannt aus W-Europa, Frankreich (SW, Massif Central, Saône-Rhône-Flur), Spanien, Deutschland (in rheinischem Gebiet), auch in Zentraleuropa (Österreich); das Vorkommen der Art in Ost-Europa ist jedoch nicht bestätigt.

Die Arten *incisivum* und *belvederensis* koexistieren in MN 9, wurden jedoch nur in Eppelsheim zusammen am selben Fundort gefunden, deshalb ist Vorsicht geboten, beiden Arten einen gemeinsamen Ursprung zuzuschreiben. [Die Art *belvederensis* erweist sich als Nachfolger der Typusart *tetradactylum* im Obermiozän; die Stellung der Art *belvederensis* zu *Hoploaceratherium* und die Fortdauer einer weiterentwickelten Art von *Hoploaceratherium* ins Obermiozän kann durch weitere Funde bestätigt werden (HEISSIG 1996:145, 150)].

Bezüglich der Palökologie spricht sich GUERIN (1980) für einen feucht-warmen und sumpfigen Wald aus, in dem die Art *incisivum* lebte. Die Odontologie von *incisivum* ist relativ gut bekannt (GUERIN 1980, HUNERMANN 1982).

Isolierte obere Backenzähne zeigen nach GUERIN (1980) wenig Variation und keine statistischen Besonderheiten; im oberen Vallesium sind eine Reihe von Zähnen genauso lang wie Zähne im unteren Vallesium mit nur etwas kürzeren Molaren. Auch die unteren Zähne zeigen laut GUERIN keine besonderen Variationen. Der obere  $I^1$  ist gut entwickelt (meint



GUERIN 1980: 394); vom Höwenegg ist der  $I^1$  nur in Zahnsplittern überliefert (HUNERMANN 1989: 96). Der untere  $I_2$  ist kräftig und mittelstark gekrümmt.

#### Das *Aceratherium incisivum* vom Höwenegg im Vergleich mit *Plesiaceratherium fahlbuschi* aus Sandelzhausen

Süßwasserablagerungen der jungtertiären Fossilfundstätte Höwenegg (unteres Vallesium, MN 9) im Hegau (SW-Deutschland) lieferten zwei vollständige Skelette von *Aceratherium incisivum* (die vollständigsten Skelette von Nashörnern aus dem europäischen Tertiär), die HUNERMANN (1982, 1989) eingehend beschreibt.

Da die Autorin die Stücke vom Höwenegg nicht im Original gesehen hat, bezieht sich der Vergleich auf die von HUNERMANN (1989) beschriebenen Zähne sowie die Abbildungen (Tafel 4) und Zeichnungen (Abb. 4, 9) der Zähne.

**Incisiven:** Der obere  $I^1$  vom Höwenegg ist nur in Zahnsplittern überliefert und war wahrscheinlich nur schwach entwickelt, da auch der Processus praemaxillaris schlank ausgebildet war; ein Vergleich mit den gut erhaltenen oberen Incisiven von *fahlbuschi* kann deshalb nicht erfolgen. Der untere  $I_1$  von *incisivum* ist sehr klein und hat eine kugelige Krone; ohne den Zahn gesehen zu haben, fällt es schwer, die Größenrelationen zu beurteilen. Wie in den Kap. 3.1.11 u. 3.2.11 schon angesprochen, liegen aus Sandelzhausen mehrere isolierte winzige  $I_1$  oder auch  $dI_2$  vor, die jedoch nicht alle systematisch eingeordnet werden können, da Vergleichsmaterial nicht ausreichend vorhanden ist. Die  $I_1$  aus Sandelzhausen, bei denen es sich eventuell um *fahlbuschi* handeln könnte, sind jedoch nicht kugelig, sondern eher kegelförmig. Die labiale Seite der Krone ist etwas stärker konvex als die linguale; beide Seiten sind mit Schmelz bedeckt. Eine Längskante läuft von mesial nach distal über die gesamte unabgekaute Krone.

Der untere  $I_2$  vom Höwenegg ist robust mit rundlichem Querschnitt an der Kronenbasis sowie im Wurzelbereich; der Zahn war recht steil im Kiefer eingepflanzt mit gewölbter und von einer Schmelzschicht überzogenen Labialseite.

Die unteren  $I_2$  von *fahlbuschi* lassen einen deutlichen Geschlechtsdimorphismus erkennen: Die weiblichen Incisiven sind kürzer und schmaler als die männlichen. Ob es sich bei den Schädeln von *incisivum* in Höwenegg um männliche oder weibliche Individuen handelt, geht aus der Beschreibung HUNERMANNs nicht hervor. Während die  $I_2$  von *incisivum*

ziemlich steil im Kiefer eingepflanzt waren (vgl. auch KAUF 1832, Taf. 10, Fig. 2) liegen die  $I_2$  von *fahlbuschi* flacher im Kiefer (ca. 45° Winkel) und sind insgesamt auch nur sehr schwach von apikal nach terminal gekrümmt. Der Querschnitt durch die Kronenspitze von *fahlbuschi* ist dreieckig (mit scharfem Distolabialwinkel) und stark abgeflacht, durch die Kronenbasis tropfenförmig und im Wurzelbereich rundlich. Die labiale Unter-, sowie die distale Außenseite zeigen eine deutliche Schmelzschicht, die lingual fehlt. Die  $I_2$  von *A. incisivum* besitzen einen rundlichen Querschnitt im Kronenbasis- und Wurzelbereich.

**Obere Prämolaren:** Der  $P^1$  von *incisivum* besitzt ein schwaches Parastyl, welches jedoch bei *fahlbuschi* von basal bis okklusal als gleichbleibend starker Wulst erkennbar ist. Paraconus und Metaconus sind bei *incisivum* nicht voneinander unterscheidbar. Der Paraconus von *fahlbuschi* ist nur noch als ganz schwacher, flacher und breiter Wulst erkennbar, der etwas weiter zur Mitte der Außenwand gerückt ist; ein Metaconusrippe ist nie ausgebildet. *A. incisivum* zeigt eine schlanke Crista; an *fahlbuschi* ist nur ganz selten eine schmale kurze Crista am  $P^1$  ausgebildet.

$P^2 - P^4$  sind bei *incisivum* molariform ausgebildet, bei *fahlbuschi* semimolariform (d. h. es kommt bei 50% der Zähne noch zur Bildung einer lingualen Brücke) bis molariform. Bei beiden Arten ist der  $P^2$  über dem Metaloph,  $P^3 - P^4$  über dem Protoloph am breitesten. Eine vordere Hypoconusfurchung ist bei *incisivum* an den drei hinteren Prämolaren vorhanden; bei *fahlbuschi* fehlt sie an  $P^2$  und  $P^3$ , am  $P^4$  ist sie ganz selten ausgebildet und dann auch nur als schwache Eindellung erkennbar.

Die Protoconusfurchen fehlen bei *incisivum* am  $P^2$ , sind schwach entwickelt am  $P^3$  und deutlich ausgeprägt am  $P^4$ , wobei jeweils die hintere Protoconusfurchung tiefer und markanter vorhanden ist. Bei *fahlbuschi* sind am  $P^2$  im Bereich der Protoconusfurchen nur noch selten schwache Eindellungen erkennbar; am  $P^3$  sind beide Furchen zwar immer vorhanden, aber recht variabel in der Ausbildung, wobei die hintere meist V-förmig und markant, die vordere ganz schwach und flach erkennbar ist. Am  $P^4$  sind die Protoconusfurchen ebenfalls immer vorhanden und reichen meist von basal bis zur halben Zahnhöhe; die hintere ist tief, die vordere flach.

Der Metaloph ist am  $P^2$  von *incisivum* kürzer als der Protoloph, an  $P^3-4$  sind beide Lophe gleich lang. *P. fahlbuschi* zeigt an allen drei hinteren Prämolaren gleich lange Lophe.

	<i>Plesiaceratherium fahlbuschi</i>	<i>Aceratherium incisivum</i>
<b>Stratigraphische Verbreitung</b>	MN 5 – MN 6	MN 9 – MN 13
<b>Hornausbildung</b>	hornlos	hornlos
<b>Obere <math>I^1</math></b>	vorhanden	vorhanden, aber schwach
<b>Untere <math>I_2</math></b>	schwach gekrümmt und stark abgeflacht	stark gekrümmt mit rundlichem Querschnitt im Kronenbasis- und Wurzelbereich
<b>Ausbildung des Hypoconus (obere Prämolaren)</b>	genauso lang wie der Protoconus	der Hypoconus ist am $P^2$ kürzer als der Protoconus, an $P^3$ und $P^4$ sind beide Joche gleich lang
<b>Sekundärelemente (obere Prämolaren)</b>	Verschmelzung von Crochet und Crista an $P^2 - P^4$	Verschmelzung von Crochet und Crista nur an $P^3$ und $P^4$

Tab. 104: Unterscheidungskriterien und Gemeinsamkeiten von *Plesiaceratherium fahlbuschi* und *Aceratherium incisivum*.

Während *meisivum* eine Verschmelzung von Crochet und Crista nur an den letzten beiden Prämolaren zeigt, ist eine solche Verschmelzung bei *fablbuschi* an P<sup>2-4</sup> zu beobachten.

Anteriores, linguales und posteriores Cingulum bilden bei *meisivum* nur am P<sup>2</sup> eine durchgehende Cingulum-Leiste, am P<sup>3</sup> und P<sup>4</sup> ist das Cingulum lingual unterbrochen. P<sup>2</sup> *fablbuschi* zeigt an allen drei hinteren Prämolaren eine durchgehende, von posteriorem, anteriorem und lingualem Cingulum gebildete Leiste.

Obere Molaren: Metaloph und Protoloph sind bei *meisivum* wie auch bei *fablbuschi* an den beiden vorderen Molaren gleich lang ausgebildet. Auch das Crochet ist bei beiden Arten einfach gefaltet und stark entwickelt, die Protoconusfurchen – besonders die hintere – tief und markant erkennbar. Die Hypoconusfurchen ist bei *meisivum* wie auch bei *fablbuschi* variabel in der Ausbildung. Durch die Furchenbildung tritt das Anterochet deutlich abgeschnürt hervor. Das linguale Cingulum ist bei *meisivum* auf einen winzigen Riegel im Ausgang des Medisinus beschränkt, bei *fablbuschi* ist es variabler: meist als deutlicher Riegel, der als Saum etwas oberhalb der Basis zwischen Protoconus und Hypoconus noch ein Stück weiter ziehen kann oder auch als deutliche Leiste, die vom Medisinus aus oberhalb der Basis um den Protoconus herumzieht und direkt in das anteriore Cingulum übergeht. Der letzte obere Molar zeigt bei *meisivum* ein Crochet und eine Crista; bei *fablbuschi* ist ein Crochet an allen M<sup>3</sup> vorhanden und springt als einfach gefalteter Sporn in den Medisinus vor; eine Crista ist bei der Mehrzahl der Zähne nicht ausgebildet und tritt nur als kleiner, kurzer Sporn hervor. Bis etwa zur Hälfte der posterioren Zahnseite ist bei *meisivum* eine Cingulum-Leiste ausgebildet; diese ist bei *fablbuschi* besonders stark und markant: Bei den meisten Zähnen erstreckt sich das posteriore Cingulum von lingual bis etwa auf 1/3 der posterioren Zahnseite und ist als markanter Saum ungefähr 0,5 cm oberhalb der Basis ausgebildet, der in einem starken Knoten endet.

Untere Backenzähne: Es konnte nur der erste Prämolare von *meisivum* kurz beschrieben werden, da die übrigen Backenzähne an den Schädeln der beiden Skelette in vielen Bruchstücken vorliegen, die keine morphologischen Besonderheiten zeigen.

Der P<sub>1</sub> ist niedrig und schmal und wurde wahrscheinlich nicht in die Kaufunktion einbezogen. An der Krone ist der längs verlaufende Grat nach lingual umgebogen; die Autorin vermutet, daß es sich nach dieser Beschreibung um eine rudimentäre Talonidgrube handelt.

Schlußfolgerung: *Plesiaceratherium fablbuschi* und *Aceratherium incisivum* sind hornlose Aceratherini, die eine unterschiedliche stratigraphische Verbreitung besitzen und sich im Backenzahngewiß in den morphologischen Merkmalen ähneln; im Incisivengebiß bestehen jedoch Unterschiede. Anhand der Längen- und Breitenwerte der Backenzähne (Abb. 83-86) wird deutlich, daß *Aceratherium meisivum* größere M<sup>2</sup>, M<sup>3</sup> und P<sup>2</sup> besitzt als *Plesiaceratherium fablbuschi*; die Werte von *meisivum* sind kleiner als die von *tetradactylum*. Die P<sup>4</sup> und P<sup>3</sup> Werte von *meisivum* sind kleiner bzw. liegen im Wertebereich von *fablbuschi*. Die Statur von *Plesiaceratherium fablbuschi* und *Aceratherium meisivum* ist in etwa vergleichbar (Abb. 88);

*fablbuschi* besaß eine etwas längere Schnauze und längere Extremitäten. Das postcraniale Skelett wurde von der Autorin jedoch nicht untersucht.

#### *Alicornops simorrensis* (LARTET, 1848)

Historischer Überblick: LARTET (1848), der die mittelmiozänen Fundorte in der Region von Sansan (Gers) entdeckte, stellt die Art *Rhinoceros simorrensis* anhand von Material aus Simorre und Villefranche-d'Astarac auf; er war der Meinung, daß diese Art nicht in Sansan existiere. Aufgrund dieser Aussage hat OSBORN (1900) der Gattung *Ceratorhinus* (Syn. *Dicerorhinus*) den kleinen Rhinocerotiden aus Sansan (*Rh. sansaniensis*) zugeteilt und glaubte an eine Verbindung zwischen diesem und der kleinen Art aus Simorre, die er derselben Gattung zuschrieb. GINSBURG (1974) konnte diesen Fehler aufdecken, nachdem im Material von Sansan Stücke gefunden wurden, die unzweifelhaft zur Art *simorrensis* gehörten. HOOIJER (1966) verknüpft die Art *simorrensis* mit der Gattung *Aceratherium*. Eine besondere Position hatte *simorrensis*, als die Art innerhalb der Aceratheriinae mit Vorbehalt zur Gattung *Dromoceratherium* CRUSAFONT & VILLALTA (GINSBURG 1974) gestellt wurde.

HEISSIG (1969: 90) stellt die Art *simorrensis* zur Gattung *Aceratherium* und definiert die neue Unter-Gattung *Mesaceratherium*. HEISSIG (1976: 72ff.) bemerkt, daß *Mesaceratherium* zunächst als Untergattung von *Aceratherium* für oligozäne und untermiozäne Formen aufgestellt wurde, da die höher entwickelte Molarisierung der oberen Prämolaren eine Ableitung der typischen Aceratherien des höheren Miozäns von den oligozänen Formen verbot. Inzwischen bekannt gewordene Schädelreste zeigen weitere Abweichungen (SPILLMANN 1969, Taf. 16-19). HEISSIG (1976) erscheint eine subgenerische Abtrennung nicht mehr genügend, da genauere Untersuchungen der jüngeren Aceratherien auch Unterschiede im Bau der Unterkiefersymphyse ergeben haben; der Autor stellt deshalb die Art *simorrensis* zur Gattung *Mesaceratherium*.

GINSBURG & GUFRIN (1979) befassen sich mit dem Ursprung und der stratigraphischen Verbreitung des kleinen miozänen Rhinocerotiden *Aceratherium (Alicornops) simorrensis*, der zuerst von LARTET als *Rhinoceros simorrensis* aus dem Mittel-Miozän von Simorre (Gers, Frankreich) beschrieben, dann der Gattung *Dicerorhinus* zugeteilt und schließlich als ein Vertreter der Gattung *Aceratherium* anerkannt wurde. GINSBURG & GUFRIN (1979) definieren für die Art *simorrensis* die neue Untergattung *Alicornops*; sie ist in Europa bekannt seit dem Orleanium (MN 3) bis zum oberen Vallesium (MN 10).

GUERIN (1980) gibt einen ausführlichen historischen Überblick zu *Aceratherium (Alicornops) simorrensis*, beschreibt die Odontologie, diskutiert die systematische Stellung der Art und bildet den Holotypus (Schädel aus Simorre) ab (Taf. 7). Durch GUERIN (1989: 6) wird die von ihm 1980 als Unter-Gattung definierte Form *Alicornops* nun als Gattung bezeichnet, da sie sich von *Aceratherium* durch die kleinere Statur unterscheidet. Auch HEISSIG (1989: 407, 408) erwähnt den Rhinocerotiden *Alicornops* als Gattung. HEISSIG (1996) bemerkt, daß sich „*Aceratherium*“ *bavarium* STROMER, 1902 leicht mit der bekannten Art *Alicornops simorrensis* gleichsetzen läßt, wobei

jedoch fraglich ist, ob es sich nicht um das nahestehende *Alicornops alfambrensis* (CERDENO & ALCALÁ, 1989) handelt, da sich letztere Form nur durch kürzere Extremitäten unterscheidet. WANG (1928: 200ff.) hat bereits eine mögliche Synonymisierung von „*Aceratherium*“ *bavarium* mit der Art *simorrensis* angedeutet.

CERDENO (1997) weist daraufhin, daß *Alicornops* als Unter-Gattung von *Aceratherium* definiert wurde (GINSBURG & GUERIN 1979) und später Gattungs-Rang annahm (GUERIN 1989, HEISSIG 1989). Nach CERDENO (1997) könnte die Revision der Art *simorrensis* an vallesischem Material außerhalb von Spanien (Montredon, Lyon Croix-Rousse, Saint Jean de Bournay, Soblay; Frankreich) dazu führen, daß *simorrensis* tatsächlich zu *Alicornops alfambrensis* gehört wie die Autorin schon vorgeschlagen hat (CERDENO & ALCALÁ 1989: 51). In Spanien ist *simorrensis* an verschiedenen untermallesischen Orten präsent und zeigt gewisse Unterschiede in Bezug zu dem Material des Aragoniums (ALBERDI et al. 1981; CERDENO, 1989, 1992). Laut CERDENO ersetzt *alfambrensis* die Art *simorrensis* im oberen Vallesium; in anderen Teilen von West-Europa kommt es ebenfalls zu diesem „Ersatz“. Unterschiede zwischen der Zahnmorphologie von *Alicornops simorrensis* und *Aceratherium incisivum* sind schwer erkennbar. CERDENO ist der Meinung, daß der „Ersatz“ von *A. simorrensis* durch *A. alfambrensis* nicht nur in Spanien stattfindet, sondern auch in Frankreich und Deutschland festgestellt werden kann. Die Art *alfambrensis* stammt eventuell von untermallesischen Populationen der Art *simorrensis* ab. Die Anwesenheit von *A. alfambrensis* in Dorn-Dürkheim erweitert nach CERDENO die zeitliche Verbreitung dieser Art vom oberen Vallesium bis ins untere Turolium.

**Diskussion:** Nach der erweiterten Diagnose von HEISSIG (1976: 72ff.) handelt es sich bei der Art *simorrensis* um ein *Aceratherium* mit schmalen Schädel, aber breitem Hinterhaupt. Der obere I<sup>1</sup> ist persistent und groß, der untere I<sub>2</sub> sehr stark gebogen und steil eingepflanzt. Die oberen Backenzähne sind brachyodont, die Prämolaren wurden früh molarisiert; das Außencingulum liegt nur etwas oberhalb der Basis. Die Nasalia zeigen meist einen kleinen terminalen Hornstuhl. HEISSIG (1976: 73) gibt auch eine Synonymie-Liste für die Art *simorrensis* an. Er weist daraufhin, daß die Art innerhalb der Rhinocerotidae oft falsch eingeschätzt wurde und z. B. den mächtigen und stark gekrümmten I<sub>2</sub> zu wenig Bedeutung beigemessen wurde. Nach Meinung des Autors kann die Art in-

nerhalb der Aceratherini wegen der gut entwickelten I<sup>1</sup> nicht der Gruppe um *Aceratherium* zugeordnet werden.

Nach Ansicht von GINSBURG & GUERIN (1979) ist die Zuweisung von *simorrensis* zur Gattung *Dromoceratherium* nicht möglich, da sich *Dromoceratherium* durch eine Mischung von primitiven Merkmalen (tetractyle Hand) und weiterentwickelten Merkmalen (schlanke, hohe Knochen, Autopodium von tapiroider Gestalt) auszeichnet, die *simorrensis* nicht zeigt. Nach der Beschreibung von GINSBURG & GUERIN (1979) sind die oberen Prämolaren von *simorrensis* im Durchschnitt etwas hochkroniger als die von *tetractylum* und *incisivum*; der P<sup>2</sup> hat einen konvexen Ectoloph, ein Crochet ist fast immer vorhanden, eine Crista kann ausgebildet sein oder fehlen, die Medifossette ist selten geschlossen und ein Antecrochet fehlt immer. An P<sup>3</sup> und P<sup>4</sup> ist ein Crochet fast immer vorhanden, eine Crista häufig, das Antecrochet fehlt, die Schnürung am Protoconus ist sehr variabel, ein linguales Cingulum ist meist vorhanden, ein labiales gelegentlich. Alle Molaren von *simorrensis* haben ein Crochet, eine Crista ist selten vorhanden, das Antecrochet fehlt und die Medifossette ist nur sehr selten geschlossen.

GINSBURG & GUERIN (1979) stellen die neue Unter-Gattung *Alicornops* auf, teilen sie der Typus-Art *Rh. simorrensis* zu und schlagen folgende Diagnose vor: *Aceratherium* von kleiner Gestalt mit gut molarisierten oberen Prämolaren; ein Crochet ist fast immer entwickelt, eine Brücke zwischen Protoconus und Hypoconus fehlt immer. *Aceratherium* (*Alicornops*) *simorrensis* ist bekannt aus Sansan (MN 6), wo die Form nur rar repräsentiert ist, aus Simorre, aus Villedorville und La Grive-St.-Alban (MN 7 und 8); man kennt sie auch von mehreren spanischen Fundorten sowie im unteren Vallesium von Höwenegg (MN 9) und dem oberen Vallesium von Montredon (MN 10) (GUERIN 1980). Außerhalb von Europa wurde eine sehr benachbarte oder vielleicht auch identische Form aus dem Vallesium der Siwaliks (Nagri) von GUERIN (1989) identifiziert. Auch HEISSIG (1976) beschreibt die Art *simorrensis* aus der Türkei, bildet Fundstücke ab (Taf. 4, Fig. 6-11) und ordnet sie der Gattung *Mesaceratherium* zu.

Die Schlußfolgerung von GINSBURG & GUERIN (1979) zeigt auf, daß die Art *simorrensis* ein *Aceratherium* ist, das gut durch seine Oberkieferbezahnung charakterisiert ist. Die Form wanderte in Europa zu Beginn des Orleaniums (MN 3) ein und tritt nie häufig auf, wurde aber an Orten von lakustrinem (Sansan), fluviatilem (Simorre) und karstigem (Wintershof-

	<i>Plesiaceratherium fahlbuschi</i>	<i>Alicornops simorrensis</i>
<b>Stratigraphische Verbreitung</b>	MN 5 - MN 6	MN 3 - MN 10
<b>Hornausbildung</b>	hornlos	die Nasalia zeigen meist einen kleinen terminalen Hornstuhl
<b>Obere I<sup>1</sup></b>	vorhanden	persistent und groß
<b>Untere I<sub>2</sub></b>	schwach gekrümmt und stark abgeflacht	sehr stark gebogen und steil eingepflanzt
<b>Sekundärelemente (obere Prämolaren)</b>	Verschmelzung von Crochet und Crista an P <sup>2</sup> -P <sup>4</sup>	Crochet und Crista meist vorhanden, aber nicht verschmolzen
<b>Molarisierung der Prämolaren</b>	vollständig	vollständig

Tab. 105: Unterscheidungskriterien und Gemeinsamkeiten von *Plesiaceratherium fahlbuschi* und *Alicornops simorrensis*.

West, La Grive) Milieu gefunden. Nach Ansicht der Autoren lebten die Tiere in kleinen Gruppen, ohne strikt in ein enges Biotop eingegliedert zu sein. Ihre brachydonte Bezahnung zeigt an, daß sie zarte Vegetation bevorzugt haben. Die Art verschwand im oberen Miozän, wo sie laut GINSBURG & GUFRIN – wie viele andere Tiere auch – ohne Zweifel Opfer der anwachsenden Trockenheit wurde, die die Wälder stark zurückweichen ließ und somit die Versteppung begünstigte.

HEISSIG (1996) synonymisiert „*Aceratherium*“ *bavarium* mit *Alicornops smorrensis*.

Die Autorin ist der Meinung, daß es sich bei der Art *smorrensis* zwar eindeutig um einen Vertreter der Aceratherini handelt, die Art aber zur Gattung *Alicornops* – wie von GUFRIN (1989) und HEISSIG (1989) vorgeschlagen – zu stellen ist und nicht in die Gattungen *Aceratherium* bzw. *Dromoceratherium* (nach GINSBURG & GUFRIN, 1979) eingeordnet werden kann, da *smorrensis* starke obere und untere Incisiven besitzt und sich dadurch von den genannten Gattungen unterscheidet. Wie von GINSBURG & GUFRIN (1979) erwähnt, bestehen auch im posterianalen Skelett Unterschiede zwischen *Plesiaceratherium fablbuschi* und *Alicornops smorrensis*, welche die Autorin jedoch nicht untersucht hat.

Beim Vergleich von Zahnmaterial aus Sansan von *smorrensis* [ $P^2$  sin, Sansan Ss 109;  $P^3$  sin, Sansan Ss 108 (108 und 109 zusammengehörig);  $M^2$  dex, Sansan Ss 106;  $M^1$  dex, Sansan Ss 107 (gehört zu Ss 106)] mit Zähnen von *fablbuschi* aus Sandelzhausen zeigt sich, daß der  $P^2$  aus Sansan noch mit den metrischen Merkmalen von *fablbuschi* übereinstimmt, der  $P^3$  aus Sansan jedoch etwas größer,  $M^2$  und  $M^1$  aus Sansan deutlich größer als die vergleichbaren Stücke von *fablbuschi* aus Sandelzhausen sind (Abb. 83-86).

Die metrischen Zahmerkmale von *Alicornops smorrensis* aus Steinheim stimmen zwar gut mit den metrischen Merkmalen von *fablbuschi* aus Sandelzhausen überein (Abb. 83-86), es bestehen jedoch bedeutende Unterschiede im Knochenbau der beiden Arten. Die Zähne von *smorrensis* aus Steinheim sind deutlich kleiner als die von *smorrensis* aus Sansan. Die metrischen Zahmerkmale von *Alicornops smorrensis* aus Simorre ähneln denen von *fablbuschi*, sind teilweise kleiner als die aus Steinheim und sehr viel kleiner als die aus Sansan.

Abschließend kann zum Kapitel *Plesiaceratherium fablbuschi* gesagt werden, daß innerhalb der Aceratherini die Molarisierung der oberen Prämolaren einer so starken Variabilität unterliegt, daß nur Populationen miteinander verglichen werden können, die jedoch nur aus Sandelzhausen und nicht von anderen europäischen Fundstellen vorliegen.

Bei *Plesiaceratherium fablbuschi* treten keine Modernisierungen an den oberen Backenzähnen auf wie z. B. eine beginnende Reduktion des Inneneingulums der oberen Prämolaren bei *Aceratherium* s.str. Das hohe Inneneingulum von *fablbuschi*, das bei den oberen Prämolaren in sehr gleichmäßiger Höhe vorhanden ist (Tab. 68), ist ein primitives Merkmal; nur die Molarisierung der oberen Prämolaren ist relativ weit fortgeschritten und somit moderner. Auch bei den unteren Backenzähnen verhält sich *fablbuschi* primitiv, da eine Reduktion des  $P_2$  nicht feststellbar ist. Die primitiven *Aceratherium*-Formen (z. B. *mirallesi* und *fablbuschi*) bilden eine geschlossene

Gruppe und behalten als einzige ihre oberen  $P^1$ . Auch sonst zeigen die beiden Arten keine Tendenzen zur Modernisierung, wohingegen *tetradactylum* und *incisivum* moderner sind.

### 3.2.15 Auswertung der Diagramme der Vergleichsfundstellen (Abb. 83-86)

Bei den Vergleichsarten von *Plesiaceratherium fablbuschi* besteht das Problem darin, daß pro Zahnposition Werte von unterschiedlichen Fundstellen vorliegen. Es können deshalb nur die Werte von  $M^2$  sowie die Werte der oberen Prämolaren untereinander und die  $M_{1-4}$  sowie die unteren Prämolaren miteinander verglichen werden, da für Molaren und Prämolaren unterschiedliche Symbole und Diagramme verwendet wurden. Insgesamt schließen sich die Werte der Vergleichsfundstellen recht eng an die von *Plesiaceratherium fablbuschi* aus Sandelzhausen an.

$M^2$ : Wie erwartet liegen die  $M^2$ -Werte der größeren Arten *Aceratherium incisivum* (Höwenegg), *Plesiaceratherium mirallesi* (Montreal), *Hoploaceratherium tetradactylum* (Sansan) sowie *Alicornops smorrensis* (Sansan) deutlich außerhalb des Wertebereiches von Sandelzhausen. Die kleinen Arten *Plesiaceratherium platyodon* und *Alicornops smorrensis* aus Simorre und Steinheim zeigen die kleinsten Werte. Bei  $M^1$  sind die Arten *tetradactylum* und *mirallesi* enger mit den Sandelzhausener Werten verknüpft. Die Arten *lumiarensis* (Beaugency) und *fablbuschi* (La Romieu) zeigen die gleichen Längen- aber größere Breitenwerte.

$P^1$ : Bei den oberen Prämolaren liegen nur die Werte von *Hoploaceratherium tetradactylum* deutlich von den übrigen getrennt. Die  $P^1$ -,  $P^3$ - und  $P^1$ -Werte von *Aceratherium incisivum* sind kleiner als die von Sandelzhausen und heben sich nur bei  $P^2$  von den Sandelzhausener Werten ab. Die Arten *smorrensis* (Steinheim), *lumiarensis* (Beaugency), *fablbuschi* (La Romieu) liegen im Wertebereich von *fablbuschi* aus Sandelzhausen. *Alicornops smorrensis* (Steinheim) bildet mit *fablbuschi* aus Sandelzhausen bei den  $P^2$  und  $P^1$  die kleinsten Werte.

$M_{1-4}$ : Auch bei den unteren Molaren zeigen *Hoploaceratherium tetradactylum* und *Plesiaceratherium mirallesi* die größten und *Alicornops smorrensis* aus Steinheim und Simorre die kleinsten Werte. Die Art *lumiarensis* aus Beaugency hat größere  $M_1$  als *fablbuschi* aus Sandelzhausen, zeigt aber denselben Variationsbereich bezüglich der Längenwerte; *fablbuschi* aus La Romieu schließt sich eng an die Werte der unteren Molaren von *fablbuschi* aus Sandelzhausen an.

$P_{4-2}$ : Bei den unteren Prämolaren zeigt sich ungefähr die gleiche Werteverteilung wie bei den unteren Molaren. Die Werte von *fablbuschi* aus Friedberg liegen etwas außerhalb bei denen von *tetradactylum* und *mirallesi*. Die Art *smorrensis* aus Steinheim zeigt erwartungsgemäß die kleinsten Werte; die Arten *fablbuschi* aus La Romieu und *lumiarensis* aus Beaugency passen sich eng an die Werte von Sandelzhausen an.

Bei den Vergleichsarten von *Plesiaceratherium fablbuschi* bietet sich insgesamt ein konstanteres Bild als bei denen von

*Prosantorhinus germanicus*. Die großen Arten *Hoploaceratherium tetradactylum*, *Aceratherium incisivum* und *Plesiaceratherium mirallesi* haben auf allen Zahnpositionen die größten Zähne, die Arten *Alicornops simorreus* aus Steinheim zeigt immer die kleinsten Werte und die metrischen Merkmale von *fahlbuschi* und *lumiarensis* aus Frankreich schließen sich eng an die von Sandelzhausen an. Die Art *fahlbuschi* aus La Romieu und *lumiarensis* aus Beaugency zeigen auch mit *fahlbuschi* aus Sandelzhausen vergleichbare morphologische Merkmale, *lumiarensis* ist jedoch die größte der drei Arten. Es handelt sich also um zwei verschiedene Lokalrassen, die sich nur geringfügig in den metrischen Merkmalen unterscheiden und in den morphologischen Merkmalen weitgehend übereinstimmen.

Die Variabilität der Zähne von *Plesiaceratherium fahlbuschi* aus Sandelzhausen ist insgesamt geringer als die von *Prosantorhinus germanicus*; besonders die oberen Incisiven sind metrisch sehr einheitlich. Die größte Variabilität ist an den unteren  $P_1$  in Bezug auf die metrischen Merkmale zu beobachten.

### 3.3 LARTETOTHERIUM SANSANIENSE (LARTET, 1848)

#### 3.3.1 Allgemeiner Überblick zur Gattung

*Lartetotherium* GINSBURG, 1974

Unterfamilie: Rhinocerotinae GRAY, 1821.

Tribus: Rhinocerotini GRAY, 1821.

Typus-Art: *Lartetotherium sansaniense* (LARTET, 1848).

Stratigraphische Verbreitung: oberes Orleanium bis unteres Vallesium (MN 4 - MN 9).

Geographische Verbreitung: W-Europa (Spanien, Frankreich), Mittel-Europa (Deutschland, Tschechische Republik, Ungarn), SE-Europa (Serbien ?); Türkei.

Original-Diagnose: GINSBURG 1974: 597ff.

Zahnformel:  $\frac{1?03}{1-2?03}$  (juvenil)  $\frac{2?043}{2043}$  (adult)

#### 3.3.2 Allgemeiner Überblick zur Art *Lartetotherium sansaniense* (LARTET, 1848)

##### Synonymie:

- ? 1834 ohne Bestimmung – H.V. MEYER: 63, 69, 72, Taf. 3, Fig. 23 a-c, Taf. 4, Fig. 29 a, b.
- \* 1848 *Rhinoceros sansaniensis* – LARTET: 100.
- 1851 *Rhinoceros sansaniensis* – LARTET: 29.
- 1853 *Rhinoceros Sansaniensis* – DUVERNOY: 4ff.
- 1855 *Rhinoceros Sansaniensis* – DUVERNOY: 7, 31ff., Taf. 1, Fig. 1a.
- ? 1870 *Rhinoceros Sansaniensis* LARTET – FRAAS: 16ff., Taf. 3, Fig. 2, 4, 9.
- 1870 *Rhinoceros sansaniensis* LARTET partim – PETERS: 31ff., Taf. 1, Fig. 1-4, Taf. 2, Fig. 1-5, Taf. 3, Fig. 1, 2.
- 1891 *Rhinoceros sansaniensis* (LARTET) – FILHOL: 194; Taf. 13, 14.
- v 1893 *Aceratherium incisivum* KAUP – HOFMANN: 53ff., Taf. 10, Fig. 3, 5.
- 1898 *Rhinoceros sansaniensis* LARTET – ROGER: 21, 49.
- ? 1900 *Rhinoceros sansaniensis* LARTET – ROGER: 49ff., Taf. 1, Fig. 1, 2.

- 1900 *Rhinoceros sansaniensis* – OSBORN: 256ff., Abb. 13A, 14A.
- 1902 *Ceratorhinus sansaniensis* LARTET – ROGER: 25.
- 1914 *Ceratorhinus Sansaniensis* LARTET; *Ceratorhinus*, aff. *Sansaniensis* LARTET – HERNANDEZ-PACHECO: 453.
- 1929 *Dicerorhinus germanicus* nov. spec. partim – WANG: 4, Taf. 2, Fig. 5.
- 1953 *Ceratorhinus sansaniensis* – BERGOUNIOL, ZBYSZYSKI & CROUZEL: 16.
- 1957 *Ceratorhinus sansaniensis* – CROUZEL: 100.
- ? 1970 *Dicerorhinus sansaniensis* - *germanicus* Gruppe partim – MOTTI: 85, 89, 98, 102.
- ? 1970 *Aceratherium tetradactylum* (LARTET) partim – MOTTI: 108.
- 1972 *Didermocerus sansaniensis* (LARTET 1848) – HEISSIG: 70ff.
- 1973 *Didermocerus sansaniensis* (LARTET) – HILZMANN: 5, 85.
- 1974 *Lartetotherium sansaniensis* (LARTET), genre nouveau – GINSBURG: 597ff., Abb. 3.
- 1979 *Dicerorhinus (Lartetotherium) sansaniensis* – GINSBURG & ANTUNES: 494.
- ? 1980 *Dicerorhinus (Lartetotherium)* cf. *sansaniensis* (LARTET) – HILZMANN, GINSBURG & BULOT: 7.
- v 1980 *Dicerorhinus (Dicerorhinus) sansaniensis* (LARTET, 1851) – GUFREIN: 201, 218, 224, 227, 230, 237, 238, 240, 246, 363, 371, 378, 388, 396, 1049, 1054, 1055, 1058, Taf. 5, 6 (Holotyp), Taf. 8, Fig. C; Taf. 9, Fig. C.
- ? 1983 *Dicerorhinus (Lartetotherium) sansaniensis* (LARTET 1851) – ANTUNES & GINSBURG: 20, 35, 44, 45, 47, 48, 86, Taf. 7, Fig. 10 21, Taf. 8, Fig. 2.
- 1984 *Lartetotherium sansaniensis* – GINSBURG & BULOT: 353, 362ff., Taf. 6, Fig. 1-5.
- v 1984 *Didermocerus sansaniensis* – HEISSIG: 65ff., Abb. 141, 153, 165.
- 1986 *Lartetotherium sansaniensis* – CERDEÑO: 197ff.
- 1989 *Dicerorhinus (Lartetotherium) sansaniensis* – PROTHERO & SCHÖCH: 332.
- 1995 *Lartetotherium sansaniense* (LARTET, 1851) – CERDEÑO & NIETO: 326ff.
- 1996 *Lartetotherium* cf. *sansaniense* – CERDEÑO: 193ff., Taf. 1, fig. 1-4.

Holotypus: männlicher Schädel aus Sansan, abgebildet von FILHOL (1891: Taf. 13 und 14); das Stück befindet sich in Paris (MNHN Sa 6478).

Locus typicus: Sansan (Gers, Frankreich).

Stratum typicum: mittelmiozäne Süßwasserkalke und Mergel, MN 6.

Stratigraphische Verbreitung: oberes Orleanium bis unteres Vallesium (MN 4 - MN 9).

Geographische Verbreitung: W-Europa (Spanien, Frankreich), Mitteleuropa (Deutschland), SE-Europa (Tschechische Republik, Serbien ?); Türkei.

Derivatio nominis: nach der südfranzösischen Ortschaft Sansan.

Original-Diagnose: LARTET 1848: 100.

Diagnose (Neufassung): HEISSIG 1972: 71.

#### 3.3.3 Historischer Überblick zu *Lartetotherium sansaniense* (LARTET, 1848)

LARTET (1848) stellt in dem naturwissenschaftlichen Wörterbuch von D'ORBIGNY kurz seine neue Art *Rhinoceros Sansaniensis* vor. LARTET (1851) erwähnt nur kurz die Art *Rhinoceros Sansaniensis* aus Sansan, die seiner Meinung nach mit Sicherheit ein Horn, eventuell zwei Hörner besaß und kleiner war als *Rhinoceros tetradactylus*.

In seinen Studien über die fossilen Nashorner geht DUVERNOY (1853) auf *Rhinoceros Sansaniensis* im Rahmen von Vergleichen und Zitaten früherer Autoren, z. B. LARTET und LAURILLARD, ein. Er weist daraufhin, daß sich mehrere Schädel und Skelett-Teile in der Sammlung von LARTET befinden und weitere Stücke bei den Grabungen 1851/1852 in Sansan unter der Leitung von M. LAURILLARD gefunden wurden. Des Weiteren erwähnt DUVERNOY (1855) die Art *Rhinoceros Sansaniensis* im Vergleich mit anderen miozänen Nashörnern: z. B. werden die Schädel und Zähne von *tetradactylum* und *sansaniensis* gegenübergestellt.

FRAAS (1870) widmet sich eingehend der in Steinheim zahlreich vorkommenden Art *Rhinoceros Sansaniensis* und beschreibt die einzelnen Zahnpositionen. PETERS (1870) beschreibt und vergleicht den in Eibiswald gefundenen Schädel ausführlich mit dem Exemplar aus Sansan und ist der Meinung, daß beide Exemplare gut übereinstimmen. Auch PETERS konnte die Existenz eines zweiten Hornes nicht beweisen.

FILHOL (1891) bemerkt, daß sich die Art *sansaniensis* von allen anderen fossilen Rhinocerotiden unterscheidet; sie ist charakterisiert durch die Kürze und Höhe des Schädels, der eventuell ein zweites Horn trug. Die Art wurde von LARTET anhand eines Schädels aus Sansan aufgestellt; FILHOL bildet den Holotypus ab.

HOEMANN (1893) beschreibt in seinem Werk über die Fauna von Görz auch die Rhinocerotiden dieser Gegend, ist sich jedoch oft nicht sicher, zu welcher Art die Einzelzähne zu stellen sind. Er vergleicht seine Stücke mit weiteren in der Literatur abgebildeten Zähnen und macht den Versuch einer Bestimmung.

Die Art *Rh. sansaniensis* ist nach Meinung von ROGER (1898) durch Abbildungen und Beschreibungen von DUVERNOY, PETERS, GERVAIS und FILHOL schon genügend bekannt. ROGER (1900: Taf. 1, Fig. 1) bildet schematische Skizzen eines Unterkiefers mit laktealen Incisiven sowie eines adulten Unterkiefers mit  $I_1$  und  $I_2$  (Taf. 1, Fig. 2) von *Rhinoceros sansaniensis* ab. Die Originalstücke befinden sich in Stuttgart (SMNS).

OSBORN (1900) beschreibt den Typusschädel von *R. sansaniensis* der Collection LARTET aus Sansan als den eines männlichen Tieres wegen der gut entwickelten Hörner; der Schädel ist verdrückt und das Tier von kleiner Statur. HERNANDEZ-PACHECO (1914) erwähnt im Rahmen seiner Arbeit über die terrestrischen miozänen Vertebraten der Iberischen Halbinsel auch die Art *Ceratorhinus Sansaniensis*, ohne näher darauf einzugehen. WANG (1929) beschreibt die Rhinocerotiden des Wiener Beckens und geht auch auf die Unterfamilie Dicerotes WUST ein, zu der seiner Meinung nach die Arten *sansaniensis*, *schleiermacheri* und *germanicus* gehören. MOTTI (1970) erwähnt eine *Dicerorhinus sansaniensis-germanicus*-Gruppe, geht jedoch nicht näher auf diese Arten ein; da auch keine Abbildungen gezeigt werden, ist fraglich, um was es sich genau handelt.

HISSIG (1972) beschreibt ausführlich die bis dahin vorliegenden Funde von *Didermocerus sansaniensis* aus Sandelzhausen, geht auf Schädel und Bezahnung ein und diskutiert die Stellung der Art innerhalb der Rhinocerotini. HEIZMANN

(1973) übernimmt in seiner Arbeit über die Wirbeltiere des Steinheimer Beckens die Faunenliste von FRAAS (1870), die auch die Art *Didermocerus sansaniensis* enthält, geht aber nicht weiter auf diese Art ein. GINSBURG (1974) überarbeitet die Relikte der vier in Sansan vorkommenden Rhinocerotidengattungen. Er bemerkt, daß FILHOL (1891) den Holotyp von *sansaniense* mit dem Sumatra-Nashorn (*Dicerorhinus sumatrensis*) verglich und die Art *sansaniense* bis zur Revision von GINSBURG zur Gattung *Dicerorhinus* gestellt wurde. GINSBURG führt die Gemeinsamkeiten und strukturellen Unterschiede beider Arten auf und bemerkt, daß der Schädel aus Sansan viel kürzer ist als bei der verwandten asiatischen Form. Er trennt deshalb die Art *sansaniense* von der Gattung *Dicerorhinus* ab und stellt die neue Gattung *Lartetotherium* mit *sansaniense* als Typusart auf. Im Mittel- und Ober-Miozän von Lissabon kommt *Dicerorhinus (Lartetotherium) sansaniensis* nach Meinung von GINSBURG & ANTUNES (1979) nur sehr selten vor. Die oberen Prämolaren von *sansaniensis* in Spanien unterscheiden sich kaum von den Typus-Stücken aus Sansan.

GUERIN (1980) beschreibt eingehend die morphologischen Merkmale im Zahnbau von *Dicerorhinus (Dicerorhinus) sansaniensis*, geht auf ältere Literatur ein, befaßt sich mit der geographischen und stratigraphischen Verbreitung der Art, äußert sich zu den Vergleichsarten *Dicerorhinus (Dicerorhinus) schleiermacheri* und *Dicerorhinus (Dicerorhinus) steinheimensis* und zieht Schlußfolgerungen aus seinen Vergleichen.

HEIZMANN, GINSBURG & BUILOT (1980) erwähnen in ihrer Faunenliste der Fundstelle Baigneaux-en-Beauce auch *Dicerorhinus (Lartetotherium) cf. sansaniensis* (LARTET), gehen aber nicht weiter darauf ein. ANTUNES & GINSBURG (1983) beschreiben im Rahmen ihrer Publikation über die miozänen Rhinocerotiden von Lissabon auch *Dicerorhinus (Lartetotherium) sansaniensis*, gehen auf charakteristische Merkmale der Art sowie die stratigraphische Verbreitung ein, ziehen Vergleiche mit anderen Arten und bilden einige Zähne von verschiedenen portugiesischen Fundstellen ab. GINSBURG & BUILOT (1984) befassen sich mit den vier Rhinocerotidengattungen von Bézian à la Romieu, beschreiben die adulte und lakteale Ober- und Unterkiefer-Bezahnung von der an dieser Fundstelle selten vorkommenden Art *Lartetotherium sansaniensis*, vergleichen die Form mit anderen Arten und bilden einige Zähne von *sansaniensis* ab.

*Didermocerus sansaniensis* wird von HISSIG (1984) als Rhinocerotide innerhalb der OSM erwähnt, die Bestimmungsmöglichkeiten der Zahnrelikte sowie das Auftreten der Art aufgeführt; Gedanken zur Ökologie und die Abbildungen von mehreren Zähnen der Art aus Sandelzhausen runden die Beschreibung ab.

Nach PROTHIERO & SCHIUCHI (1989) ist die *Dicerorhinus*-Gruppe im europäischen Miozän eine wichtige Linie der Rhinocerotini, die eventuell von der wenig bekannten Art „*Ceratorhinus*“ *tagicus* Roman abstammen könnte. Die erste unzweifelhafte *Dicerorhinus*-Art ist nach Meinung der Autoren das mittelgroße, brachydonte *D. (Lartetotherium) sansaniensis* aus dem Orleanium. Diese Art war hauptsächlich im Astaracium von W-Europa und der Türkei verbreitet und überlebte bis ins frühe Vallesium.

**DISKUSSION:** Im Rahmen seiner Arbeit über die Fossilien von Georgensmünd beschreibt H. v. MEYER (1834) zwar einige Zähne von verschiedenen Rhinoceros-Arten und erwähnt auch *Rhinoceros Schleiermacheri*, eine genaue Bestimmung bleibt jedoch offen. Bei den von ihm abgebildeten Zähnen (Taf. 3, Fig. 23a-c; Taf. 4, Fig. 29a, b) könnte es sich um Zähne der Gattung *Lartetotherium* handeln: der untere  $I_1$  ist den unteren Incisiven von *Lartetotherium sansaniense* aus Sandelzhausen morphologisch recht ähnlich; das Exemplar aus Georgensmünd ist zwar etwas größer, zeigt aber dieselbe kurze Krone und ebenso eine Verdickung im Wurzelbereich unterhalb der Krone; der Zahn läuft jedoch terminal breit-gerundet aus, wohingegen die Sandelzhausener  $I_1$  terminal spitz zuläuft. Auch der untere  $P_1$  aus Georgensmünd ist den Exemplaren aus Sandelzhausen in der Kronenmorphologie sehr ähnlich, hat jedoch an der Labialseite nur eine Wurzel mit einer flachen, rundlichen Längsrinne im Gegensatz zu dem Sandelzhausener Zahn mit zwei deutlichen Wurzeln.

DUVERNOY (1853, 1855) bemerkt, daß das Innencingulum an den oberen und unteren Molaren bei *Rhinoceros Sansaniensis* fehlt, und daß im Unterkiefer kleine  $I_1$  vorhanden sind. Die Autorin stimmt der Meinung von DUVERNOY bezüglich des fehlenden Innencingulums an den oberen Molaren zu. Von *Lartetotherium sansaniense* aus Sandelzhausen sind ebenfalls kleine  $I_1$  belegt; es liegen jedoch nur drei isolierte Zähne vor.

Ob es sich bei den von FRAAS (1870) abgebildeten Prämolaren (Taf. 3, Fig. 2, 4) tatsächlich um die Art *Lartetotherium sansaniense* handelt, ist fraglich, da die Zähne ein deutliches Außencingulum zeigen, das der Art in Sandelzhausen fehlt. Da die Autorin die Stücke nicht im Original gesehen hat, ist eine genaue Zuordnung, nur anhand der Abbildungen, nicht möglich. Bei den von FRAAS (Taf. 2, Fig. 9) abgebildeten Molaren könnte es sich eher um die Art *Lartetotherium sansaniense* handeln, da der  $M^2$  kein, der  $M^1$  nur ein kleines Innencingulum zeigt; *Lartetotherium sansaniense* aus Sandelzhausen zeigt jedoch keinerlei Innencingula an den oberen Molaren.

Es ist fraglich, ob es sich bei den von PETERS (1870) gezeichneten Stücken (Taf. 1, Fig. 1-4) um die Art *Lartetotherium sansaniense* handelt, da morphologische Details an den Zähnen nicht erkennbar sind. Auch die in Taf. 1, Abb. 3 gezeigten  $P^1$  unterscheiden sich in den metrischen und morphologischen Merkmalen von *Lartetotherium sansaniense* aus Sandelzhausen; die Incisiven ( $P^2$ ?) auf Abb. 4 sind aus Sandelzhausen nicht bekannt. Die Zähne seiner Taf. 2, Fig. 1, 2 können nach Meinung der Autorin mit höherer Wahrscheinlichkeit der Art *sansaniense* zugeordnet werden, da sie keinerlei Innencingulum zeigen, und Hypoconus und Protoconus lingual in typischer Weise glatt und abgerundet sind; daß die auf Taf. 2, Fig. 3-5 gezeigten Zähne wie angegeben zur Art *sansaniense* gehören, kann nicht bestätigt werden, da sich die Zähne metrisch und morphologisch stark von den  $I_2$  von *sansaniense* aus Sandelzhausen unterscheiden. Die drei unteren Zähne (Taf. 3, Fig. 1, 2) zeigen wiederum Merkmale der Art *Lartetotherium sansaniense* durch die fehlenden Cingula an den ersten beiden Prämolaren; die Wurzel des  $P_1$  ist jedoch labial nicht geteilt, sondern es ist lediglich eine Längsfurche erkennbar. Auch der

$M^1$  zeigt Merkmale der Art *sansaniense*, obwohl antero-labial ein Cingulum-Riegel vorhanden ist. Eine gesicherte Zuordnung kann jedoch nicht erfolgen, da die Originalstücke der Autorin nicht vorliegen, und die Abbildungen zu einer genauen Identifizierung nicht ausreichen.

Im Rahmen seiner Vergleiche erwähnt HOIMANN (1893) auch die Art *Rb. Sansaniensis*, die im Incisivengebiß Übereinstimmungen mit den von PETERS (1870) abgebildeten Incisiven zeigt. HOIMANN bestimmt den oberen  $P^1$  (Taf. 10, Fig. 1) schließlich als *Aceratherium incisivum*, was nach Meinung der Autorin richtig ist. Bei diesem Zahn handelt es sich um ein *Aceratherium*, da die Wurzel lang und schlank ist und terminal breit-gerundet endet; nach Vermutung von IIITSIK (1972: 71) handelt es sich bei diesem  $P^1$  um *Lartetotherium sansaniense*, was von der Autorin nicht bestätigt werden kann. Die Bestimmung HOIMANNs der beiden oberen Molaren (Taf. 10, Fig. 3, 5) als *Aceratherium incisivum* ist nach Meinung der Autorin falsch; bei diesen beiden Zähnen handelt es sich sicherlich um *Lartetotherium sansaniense*, da die Joche lingual in der für *L. sansaniense* typischen Weise abgerundet sind, und auch keinerlei Innencingulum vorhanden ist.

ROGER (1898) bemerkt, daß die von FRAAS so stark hervorgehobene Abschnürung des Protoconus bei *Rb. sansaniensis* nicht von Bedeutung ist und sich in dieser Ausbildung auch bei anderen Arten findet. Die Autorin schließt sich der Meinung von ROGER an, da die vordere und hintere Protoconusfurchen bei *Lartetotherium sansaniense* nur schwach ausgebildet ist und der Protoconus somit nicht stark abgeschnürt wird, wie dies im Gegensatz z. B. bei *Prosantorhinus germanicus* der Fall ist. ROGER erwähnt das Fehlen eines Innencingulums bei *sansaniensis*, die einfache Ausbildung der Querjoche, das Vorhandensein von zwei kleinen, knopfförmigen  $F_1$  sowie die stärkere Entwicklung des ersten unteren Prämolaren, der zwei Wurzeln besitzt; all diese morphologischen Merkmale sind auch bei *L. sansaniense* aus Sandelzhausen zu beobachten.

ROGER vermutet, daß die unteren „Eckzähne“ bei beiden Geschlechtern ungleich stark gewesen sein müssen. Die wenigen unteren  $I_2$  von *L. sansaniense* aus Sandelzhausen deuten nach Meinung der Autorin auf einen sehr geringen Geschlechtsdimorphismus, da sich die Incisiven nur geringfügig in der Länge und Breite unterscheiden.

Sollte es sich bei den von ROGER (1900: Taf. 1, Fig. 1, 2) gezeichneten Stücken wirklich um *sansaniense* handeln, dann wäre bei dieser Art endlich die Abfolge und das Vorhandensein von laktealen und adulten Incisiven im Unterkiefer geklärt. Da aus Sandelzhausen solche Symphysen nicht vorliegen, kann lediglich ein Vergleich der isolierten  $I_1$  und  $I_2$  erfolgen. Die unteren  $I_1$  sind nach Meinung von OSBORN (1900) kleiner als die bei der Art *simorreense*; ein Innencingulum fehlt.

Auf Taf. 2, Fig. 5 bildet WANG (1929) ein rechtes Unterkiefer-Fragment als *Dicerorhinus germanicus* ab, bei dem es sich nach Meinung der Autorin um *Lartetotherium sansaniense* handelt, da das Paralophid der Molaren in der für *sansaniense* typischen Weise gerade, d. h. senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers verläuft, und nicht wie bei *Prosantorhinus germanicus* gerundet und nach postero-lingual umgebogen ist.

## Morphologische Merkmale und Variabilität am M

Die von *Lartetotherium sansaniense* vorliegenden isolierten M<sup>1</sup> (Taf. 9, Fig. 13) sind metrisch mit denen von *Plesiaceratherium fablbuschi* vergleichbar, teilweise sogar etwas größer. Das Parastyl ist als deutlicher Wulst ausgebildet, der basal breit gerundet ist und okklusal zugespitzt ausläuft. Der Paraconus ist basal flach und schmal und verbreitert sich deutlich nach okklusal, wo er breit gerundet ausläuft. Die Parastylfurchung ist erst etwas oberhalb der Basis als V-förmige, aber nicht sehr tiefe Einbuchtung erkennbar und weitet sich nach okklusal. Vom Paraconus geht der Ectoloph direkt in den Metaloph über, der insgesamt nach vorn geneigt ist. Das Mesostyl tritt etwa in der Mitte der Außenwand zwischen Paraconus und Hypoconus als ganz flach und breit-gerundete Erhebung zutage. Eine Metaconusrippe und die Postfossette fehlen am letzten Molaren; der Hinterrand der Postfossette bleibt jedoch als Cingulum im postero-lingualen Bereich erhalten. Das posteriore Cingulum besteht bei *Lartetotherium sansaniense* aus zwei direkt an der Basis sitzenden Knoten, die nahe beieinanderliegen, wobei der nach lingual orientierte Knoten etwas größer ist als der labiale. Vom labialen Knoten aus zieht eine ganz flache weite Rinne bis fast zur Kaufläche.

Die beiden Querjoche Protoloph und Metaloph sind gleich lang ausgebildet; der schmalere Metaloph und der breitere Protoloph enden lingual in der für diese Art typischen Form: der Protoconus baucht sich weit-gerundet nach lingual aus, der Hypoconus etwas schmaler. Der nur um das Crochet einfach gebogene Medisinus endet dadurch in einer V-förmigen Ausbuchtung zwischen den Lophen und verläuft nach lingual breit-gerundet. Ein Anterochet ist zwar vorhanden, baucht sich aber nur schwach gerundet in den Medisinus vor.

Hypoconus, Protoconus und Medisinus sind völlig glatt und tragen keinerlei Skulpturelemente, d. h. ein Innencingulum ist bei dieser Art nie vorhanden. Zum Vergleich sind die Lophe – besonders der Protoconus – bei *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fablbuschi* lingual stark abgeflacht und bilden mit dem Medisinus eine Linie. Während der Hypoconus postero-lingual im okklusalen Bereich bei *Prosantorhinus*

*germanicus* und *Plesiaceratherium fablbuschi* gerundet ist, bildet er bei *Lartetotherium sansaniense* in diesem Bereich eine Kante.

Am Hypoconus ist nie eine Furchung ausgebildet, eine vordere Protoconusfurchung ist – wenn überhaupt – nur nahe der Basis als ganz flache, breite Eindellung vorhanden. Eine hintere Protoconusfurchung ist meist als flache, weite Vertiefung direkt an der Basis des Protoconus erkennbar. Das anteriore Cingulum ist immer als starke, deutliche Leiste vorhanden, die etwa auf halber Höhe des Zahnes liegt, von lingual nach labial schwach aufsteigt und labial des Protoconus bis lingual des Parastyls verläuft.

Sekundärelemente: Crista und Crochetgegenfalte fehlen immer, ein Crochet ragt meist als kurzer, einfacher Sporn in den Medisinus vor.

Morphologische Merkmale und Variabilität an M<sup>2</sup> und M<sup>3</sup>

Gemeinsamkeiten: Die Parastylfurchung ist basal eng und V-förmig, weitet sich nach okklusal, d. h. verläuft bis zur Kaufläche gleichmäßig U-förmig. Das Mesostyl ist als ganz flache, schwache Erhebung noch ertastbar; labiales und linguales Cingulum fehlen immer. Die Postfossette ist basal schlitzförmig und tief, okklusal dreieckig. Das posteriore Cingulum ist immer als breite, deutliche Leiste erkennbar, die labial vom Hypoconus bis lingual des Metastyls verläuft und im Bereich der Postfossette basalwärts eingekerbt ist.

Die beiden Querjoche sind stärker schräggestellt als bei den Pramolaren und divergieren etwas. Metaloph und Protoloph enden lingual breit-gerundet, d. h. der Protoconus baucht sich weit-gerundet, der Hypoconus etwas schmaler gerundet nach innen aus.

Hypoconus und Protoconus bilden zwei deutliche Ausbuchtungen nach lingual und keine gerade Linie parallel zur Längserstreckung des Kiefers wie bei *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fablbuschi*. Eine hintere Hypoconusfurchung ist nie vorhanden, eine vordere basal V-förmig, aber meist schwach angedeutet; vordere und hintere Protoconusfurchung sind oft als schwache, weite und flache Eindellungen erkennbar. Das anteriore Cingulum ist immer als starke, mar-

## Tafel 9

*Lartetotherium sansaniense* (Lartet, 1848)

Darstellung 1:1, okklusale Ansicht, Externseite zeigt nach oben

Fig. 1: M<sub>1</sub> dex, BSP 1959 II 4475.

Fig. 2: M<sub>2</sub> sin, BSP 1959 II 4451.

Fig. 3: M<sub>2</sub> sin, BSP 1959 II 4452.

Fig. 4: M<sub>1</sub>? sin, BSP 1959 II 4456.

Fig. 5: P<sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 4445.

Fig. 6: P<sub>2</sub> sin, BSP 1959 II 4430.

Fig. 7: P<sub>1+2</sub> dex, BSP 1959 II 4429.

Fig. 8: P<sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 4454.

Fig. 9: P<sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 4454 (labiale Ansicht).

Fig. 10: D<sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 4956.

Fig. 11: D<sub>1</sub> sin, BSP 1959 II 4957.

Fig. 12: D<sub>2</sub> dex, BSP 1959 II 4966.

Fig. 13: M<sup>1</sup> sin, BSP 1959 II 4461.

Fig. 14: M<sup>2</sup> sin, BSP 1959 II 4464.

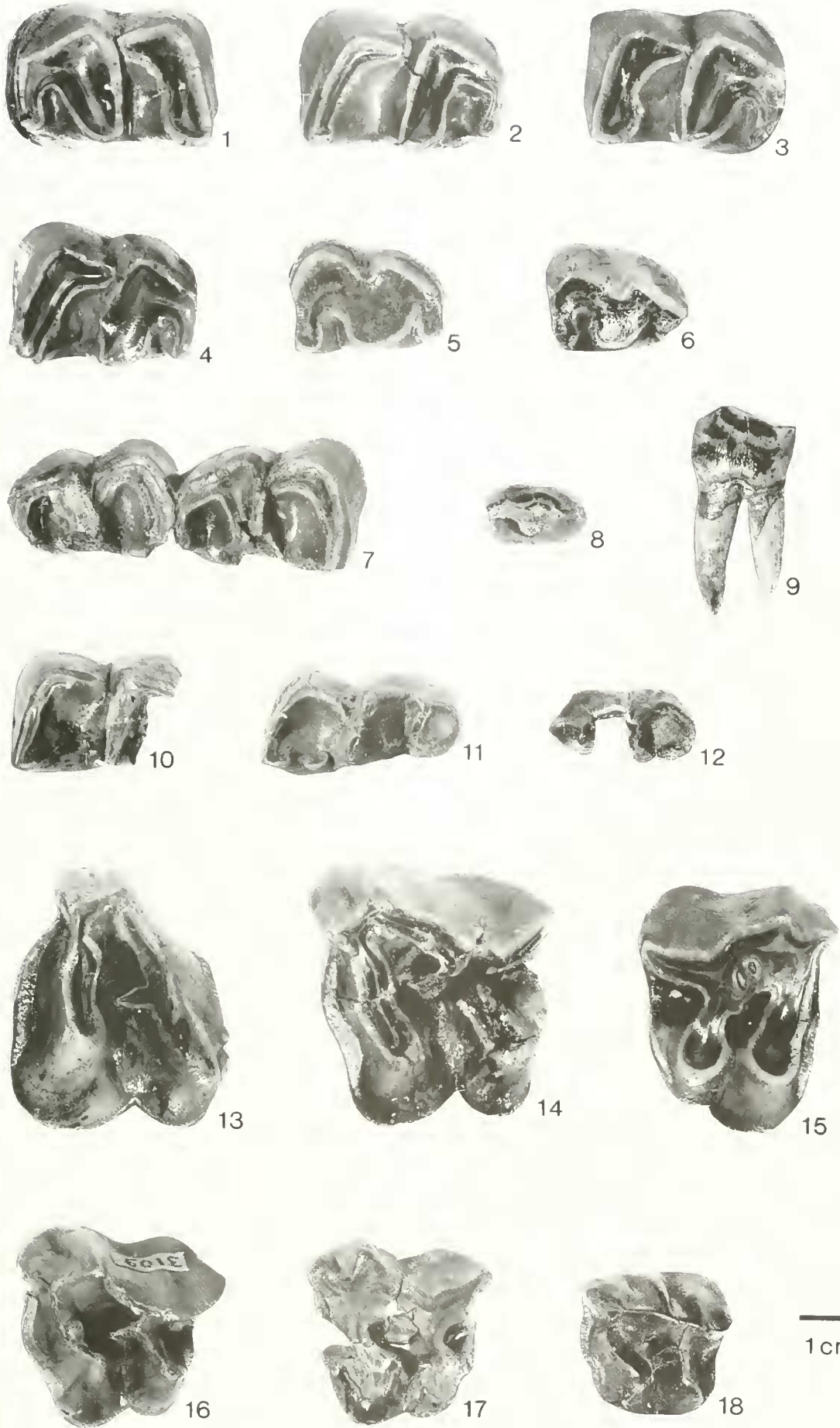
Fig. 15: P<sup>1</sup> dex, BSP 1959 II 4469.

Fig. 16: D<sup>1</sup> sin, BSP 1959 II 4969.

Fig. 17: D<sup>1</sup> sin, BSP 1959 II 4967.

Fig. 18: D<sup>1</sup> sin, BSP 1959 II 4970.





kante Leiste ausgebildet, die auf halber Höhe des Zahnes labial vom Protoconus bis lingual des Parastyls verläuft. Sekundärelemente: Crista und Crochetgegenfalte sind nie ausgebildet, aber ein einfaches Crochet ragt immer als kurzer Sporn in den Medisinus.

Unterschiede: Der zweite obere Molar (Taf. 9, Fig. 14) ist kürzer und breiter als die  $M^2$  von *Plesiaceratherium fablbuschii* und größer als die von *Prosantorhinus germanicus*; der Zahn hat insgesamt einen rechteckigen Umriß. Der vorderste obere Molar ist etwas kleiner als der  $M^2$ , hat aber ebenfalls einen rechteckigen Umriß. Parastyl und Paraconus sind am  $M^2$  zwei gleichmäßig stark ausgebildete Wülste, die sich etwas oberhalb der Basis herausbilden und in gleicher Höhe parallel bis zur Kaufläche verlaufen. Am  $M^1$  ist der Paraconus hoch-gewölbt und als deutlicher Wulst etwas oberhalb der Basis bis zur Kaufläche gleichmäßig stark ausgebildet; auch das Parastyl ist markant, aber etwas schwächer und kürzer vorhanden.

Die Außenwand, der Ectoloph, fällt am  $M^2$  vom Paraconus stark nach hinten ab, ist im Bereich des Metaconus geknickt, so daß das Metastyl flügelartig nach labial ausgerichtet ist. Am  $M^1$  fällt der Ectoloph vom Paraconus nicht so stark nach hinten ab, ist aber auch im Bereich des Metaconus leicht geknickt, so daß das Metastyl etwas nach labial ausgerichtet ist. Eine Metaconusrippe fehlt am  $M^2$  immer, am  $M^1$  ist sie als längliche flache Erhebung vorhanden.

Der Medisinus ist am  $M^2$  um Crochet und Antecrochet herum gebogen und weitet sich stark nach lingual, wo er in einer V-förmigen Einbuchtung zwischen Hypoconus und Protoconus endet; am  $M^1$  läuft der Medisinus leicht gerundet um Crochet und Antecrochet herum und endet in einer V-förmigen Ausbuchtung zwischen Hypoconus und Protoconus.

Das Antecrochet baucht sich am  $M^2$  weit-gerundet in den Medisinus aus, tritt jedoch okklusal nicht deutlich abgeschnürt wie bei den anderen beiden Gattungen hervor, da die Furchung am Protoconus sehr schwach ist. Am Protoconus des  $M^1$  ist eine deutliche Furchung erkennbar: die hintere Protoconusfurchung verläuft von basal bis etwa auf halbe Höhe des Zahnes und ist V-förmig, aber nicht sehr tief; die vordere ist etwas schwächer, aber auch gut erkennbar. Durch die Furchung baucht sich das Antecrochet breit-gerundet in den Medisinus vor und tritt okklusal leicht abgeschnürt hervor.

### 3.3.5 Obere Prämolaren

#### Morphologische Merkmale am $P^1$

Der Umriß des letzten oberen Prämolaren (Taf. 9, Fig. 15) ist deutlicher rechteckig als bei den Molaren; er ist kürzer, aber nur wenig schmaler als der  $M^1$ . Der Paraconus ist etwas oberhalb der Basis bis zur Kaufläche als deutlicher, hoch-gewölbter Wulst erkennbar und ist meist nach hinten geneigt. Das Parastyl ist schon direkt an der Basis als Wulst erkennbar, der okklusal zugespitzt ausläuft. Die Parastylfurchung ist von basal bis okklusal U-förmig und flach ausgebildet und weitet sich nach okklusal. Die Außenwand des  $P^1$  fällt ebenfalls stark nach hinten ab, aber insgesamt als gerade Fläche, da eine Knickung

im Metaconus-Bereich fehlt. Das Mesostyl ist nur okklusal als ganz schwache und flache Erhebung noch vorhanden, die Metaconusrippe hingegen noch deutlicher von der Hälfte der Außenseite bis zur Kaufläche als Rippe mit einem kleinen Grat erkennbar. Ein Außencingulum fehlt wie bei den Molaren immer.

Die Postfossette ist seicht, d. h. sie liegt nicht so tief wie bei den Molaren und höher als der Medisinus; das posteriore Cingulum ist wie bei den Molaren immer als starke Leiste ausgebildet. Die beiden Querjoche haben einen sehr geringen Abstand und verlaufen parallel. Der schmalere Metaloph ist lingual etwas kürzer und läuft in diesem Bereich schwächer gerundet aus als bei den Molaren. Der Protoconus endet lingual breiter gerundet als der Hypoconus, aber die bei den Molaren typische, lingual V-förmige Einbuchtung des Medisinus fehlt am  $P^1$ , da sich Hypoconus und Paraconus im Ausgang des Medisinus basal berühren und der Medisinus dadurch hoch geschlossen wird; er liegt im zentralen Zahnteil tiefer als die Postfossette. Protoconus und Hypoconus sind lingual völlig glatt-gerundet, ein Innencingulum fehlt immer.

Am Hypoconus sind nie Furchen ausgebildet, auch die hintere Protoconusfurchung fehlt immer; eine vordere Protoconusfurchung ist jedoch meist oberhalb des anterioren Cingulums als kleine Einkerbung vorhanden. Das anteriore Cingulum ist wie bei den Molaren ausgebildet. Ein Crochet ist meist als kurzer, einfacher Sporn vorhanden, eine kleine Crista gelegentlich angedeutet. Nur bei einem Zahn sind Crochet und Crista verschmolzen, wobei eine winzige Medifossette entstanden ist.

#### Morphologische Merkmale am $P^3$

Am dritten oberen Prämolaren ist der Paraconus deutlich schwächer als bei  $P^1$  ausgebildet, d. h. er ist schmaler und nicht so hoch gewölbt, aber auch nach hinten geneigt. Das Parastyl ist breit-gerundet, die Parastylfurchung flach und U-förmig. Der Ectoloph fällt nicht wie bei  $P^1$  stark nach hinten ab, sondern ist von anterior nach posterior leicht konvex und nach lingual geneigt. Das Mesostyl fehlt, die Metaconusrippe ist jedoch deutlich von basal bis okklusal ausgebildet.

Die Postfossette ist noch seichter als bei  $P^1$ , das posteriore Cingulum ist wie bei den übrigen hinteren Backenzähnen vorhanden. Die Querjoche liegen parallel und sind noch schwächer schräggestellt als bei  $P^1$ . Protoconus und Hypoconus sind lingual gleich lang, beide im gleichen Maße abgerundet und völlig glatt. Ein Innencingulum fehlt immer, eine Furchung an Hypoconus und Protoconus ist nie vorhanden. Die beiden Lophe liegen lingual so nah beieinander, daß der Medisinus noch enger und höher geschlossen wird, und in der Zahnmitte so flach ist wie die Postfossette. Das anteriore Cingulum ist wie bei den Molaren immer als starke Leiste entwickelt; ein schwaches, kurzes Crochet ist das einzige vorhandene Sekundärelement.

#### Morphologische Merkmale am $P^2$

Der obere  $P^2$  (Taf. 10, Fig. 5) zeigt eine deutliche Reduktion im antero-labialen Zahnteil: der Paraconus ist schwächer, d. h. niedriger und schmaler als bei den übrigen Prämolaren ausge-

bildet; er setzt flach und breit-gerundet etwas oberhalb der Basis an, verjüngt sich nach okklusal, bzw. ist bis zur Kaufläche schmaler und höher gewölbt und neigt sich stark nach hinten. Das Parastyl ist ebenfalls schwächer als bei den anderen Prämolaren, aber noch als gleichbleibend starker Wulst von basal bis okklusal vorhanden. Die Parastylfurche ist sehr flach und weitet sich nach okklusal.

Der gesamte Ectoloph ist von anterior nach posterior leicht konvex und stark nach lingual geneigt, der Bereich des Metaconus ist deshalb nicht wie bei den Molaren geknickt. Mesostyl und Außeneingulum fehlen immer, die Metaconusrippe ist ganz schwach und flach gerade noch erkennbar.

Die Postfossette ist noch flacher und seichter als bei  $P^2$  und liegt sehr viel höher als der Medisinus. Das posteriore Cingulum ist als starke Leiste vorwiegend im Bereich der Postfossette ausgebildet und verläuft bis zum posterioren Teil des Hypoconus. Der Metaloph liegt senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers, der Protoloph konvergiert, so daß es im Medisinus zwischen Hypoconus und Protoconus oft zu einer Verschmelzung kommt, die den Medisinus gänzlich verschließt. Meist ist der Protoloph nur durch eine ganz schmale Verbindung an der Innenseite des Ectolophs angewachsen. Der Medisinus ist trichterförmig, aber flacher als bei  $P^2$ .

Furchen sind am Hypoconus und Protoconus nie ausgebildet, ebenso fehlt immer ein linguales Cingulum. Das anteriore Cingulum ist wie bei den übrigen Prämolaren entwickelt. Hypoconus und Protoconus sind lingual leicht gerundet, ragen aber nicht wie bei den Molaren deutlich nach lingual vor, sondern bilden zusammen eine schwach konvexe Fläche mit einer kleinen flachen Längsfurche in der Mitte. Außer einem winzigen, nur schwach angedeuteten Crochet sind keine Sekundärelemente vorhanden.

#### Morphologische Merkmale am $P^1$

Der vorderste Prämolare  $P^1$  (Taf. 10, Fig. 6) ist der kleinste der Vorderbackenzähne mit deutlich reduziertem Kronenmuster. Die Außenwand ist von vorn nach hinten leicht konvex und etwas nach lingual geneigt. Das Parastyl ist noch als kleiner schwacher und vor allem sehr kurzer Wulst nahe der Kaufläche erkennbar. Der Paraconus ist zur Mitte der Außenwand gerückt und als flacher und breiter Wulst von basal bis okklusal ausgebildet. Eine Parastylfurche ist als solche nicht mehr erkennbar, Mesostyl und Metaconusrippe fehlen. Die Postfossette ist schlitzförmig, aber nicht tief; ein posteriores Cingulum ist als schmale, aber deutliche Leiste von der Postfossette bis zum Hypoconus ausgebildet. Von den Querjochen hat nur der Metaloph als sehr dünner, leicht schräg gestellter Grat noch eine schmale Verbindung zum Ectoloph. Der Protoloph fehlt bzw. besteht nur noch aus dem ganz lingual sitzenden Protoconus, der zapfenartig ausgebildet ist. Vor diesem Protoconus-Zapfen befindet sich die zarte und schmale anteriore Cingulum-Leiste, die am Parastyl endet. Der Medisinus besteht nur noch aus einem flachen Trichter in der Zahnmitte.

#### 3.3.6 Obere laktele Prämolaren

##### Morphologische Merkmale am $D^1$

Der  $D^1$  (Taf. 9, Fig. 16) ist der hinterste und größte der drei laktele Prämolaren im Oberkiefer und hat einen trapezförmigen Umriss. Das Parastyl ist sehr kurz, aber als starker Wulst ausgebildet, der okklusal zugespitzt endet. Der Paraconus setzt etwas oberhalb der Basis breit-gerundet an, verschmälert und erhöht sich nach okklusal, wo er schmal und hoch-gerundet ausläuft; des Weiteren ist der Paraconus deutlich nach hinten geneigt. Dadurch ist die Parastylfurche etwas oberhalb der Basis noch V-förmig und markant, weitet sich aber dann breit-gerundet nach okklusal. Hinter dem Paraconus fällt der Ectoloph nach posterior ab und ist nach innen geneigt; im Bereich des Metaconus ist die Außenwand geknickt, so daß das Metastyl wieder leicht nach labial ausgerichtet ist. Ein labiales Cingulum sowie ein Mesostyl fehlen, die Metaconusrippe ist jedoch etwas oberhalb der Basis bis zur Kaufläche schmal, markant und gleichbleibend stark entwickelt.

Die Postfossette ist basal tief und schlitzförmig, okklusal dreieckig. Das posteriore Cingulum ist analog zu den Molaren und Prämolaren entwickelt. Die beiden Querjochen liegen parallel und haben einen geringen Abstand. Der schmalere Metaloph zeigt am Hypoconus keinerlei Furchenbildung, am Protoconus ist eine hintere Furche basal als ganz schwache Eindelung angedeutet, deshalb ist das Antecrochet auch nur schwach in den Medisinus ausgebaucht; eine vordere Protoconusfurchen ist von basal bis auf halbe Höhe des Zahnes als deutliche, V-förmige, aber nicht sehr tiefe Einkerbung erkennbar.

Protoconus und Hypoconus enden lingual analog zu den Molaren breit-gerundet und bauchen sich deutlich nach innen vor, so daß der Medisinus in einer V-förmigen Kerbe zwischen beiden Lophen endet. Der Medisinus ist nur einmal um das Crochet herumgebogen und ist V-förmig, aber nicht sehr tief ausgebildet. Der linguale Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus ist eng, ein linguales Cingulum nie vorhanden. Das anteriore Cingulum ist analog zu den Molaren und Prämolaren als starke Leiste entwickelt. Ein schmales, sehr kurzes Crochet ist das einzige vorhandene Sekundärelement.

##### Morphologische Merkmale am $D^2$

Der dritte laktele Prämolare (Taf. 9, Fig. 17) ist etwas kleiner als der  $D^1$ , hat aber ebenfalls einen trapezförmigen Umriss. Das Parastyl ist ebenfalls kurz, aber schmaler und höher gewölbt als bei  $D^1$ . Der Paraconus setzt direkt an der Basis als schmale und hoch-gewölbte Rippe an und verläuft in gleichbleibender Stärke bis zur Kaufläche. Die Parastylfurchen ist tiefer, V-förmiger und markanter als beim letzten laktele Prämolare und weitet sich nur geringfügig nach okklusal, da der Paraconus nur schwach nach hinten geneigt ist.

Hinter dem Paraconus fällt der Ectoloph steil nach posterior ab und ist nach innen geneigt; im Metaconus-Bereich ist die Außenwand geknickt, wobei das Metastyl wieder nach labial ausgerichtet ist. Ein Mesostyl und ein labiales Cingulum fehlen immer, die Metaconusrippe ist jedoch deutlich und schmal, aber hoch-gewölbt von basal bis okklusal ausgebildet.

Die Postfossette ist trichterförmig und flacher als bei  $D^3$ , das posteriore und anteriore Cingulum analog zu den Molaren und Prämolaren entwickelt. Die beiden Lophe liegen parallel und sind weniger stark geknickt als bei  $D^3$ . Furchen am Hypoconus und Protoconus fehlen ebenso wie ein linguales Cingulum. Der Medisinus ist flach, das Anterocrochet nur leicht gebuchtet und der Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus lingual schmaler als bei  $D^3$ . Außer einem schwachen, kleinen Crochet sind keine Sekundärelemente vorhanden.

#### Morphologische Merkmale am $D^2$

Der  $D^2$  (Taf. 9, Fig. 18) ist der vorderste und kleinste lakteale Prämolare mit einem ebenfalls trapezförmigen Umriß, aber einem komplizierteren Kronenmuster; die vielfältigen Verkomplizierungen des Kronenmusters, die beim  $D^2$  von *Plesiaceratherium* auftreten, kommen bei *Lartetotherium* nicht vor. Der Zahn ist jedoch morphologisch anders gestaltet als die übrigen oberen Milchzähne.

Das Parastyl ist sehr kurz und flach, aber als Wulst noch deutlich erkennbar. Der Paraconus ist zur Mitte der Außenwand gerückt: er setzt direkt an der Basis an, ist dort noch flacher und breiter gerundet, verjüngt und erhöht sich nach okklusal. In dieser markanten Form ist der Paraconus nur bei *Lartetotherium sansaniense* ausgebildet. Eine Parastylfurchung ist als solche nicht mehr vorhanden; der Bereich zwischen Parastyl und Paraconus ist flach und weit. Hinter dem Paraconus befindet sich eine parallel zum Paraconus verlaufende Längsrinne, die V-förmig und eng oder U-förmig und weit sein kann. Die Metaconusrippe ist schwächer als der Paraconus, beginnt ganz flach und breit-gerundet direkt an der Basis, verjüngt und erhöht sich nach okklusal, ist aber insgesamt niedriger als der Paraconus. Mesostyl und labiales Cingulum fehlen immer. Der Ectoloph verläuft gerade und ist leicht nach innen geneigt. Die Postfossette ist tief und nach lingual länglich ausgezogen, aber nach hinten durch das schwache und niedrige posteriore Cingulum nicht stark abgegrenzt.

Der Metaloph liegt senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers, nur sein linguales Ende ist leicht nach hinten umgebogen. Der Protoloph ist insgesamt sehr schräg nach hinten gebogen und konvergiert zum Metaloph. Der Medisinus ist tief, V-förmig und eng; Protoconus und Hypoconus zeigen keine Furchenbildung, und ein linguales Cingulum fehlt immer. Das anteriore Cingulum liegt nicht weit oberhalb der Schmelzbasis und bildet eine schmale, aber deutliche Leiste.

Sekundärelemente: das Crochet ist immer sehr schmal und kurz ausgebildet und kann als mehrfacher Sporn vorhanden sein.

#### 3.3.7 Obere Incisiven

*Lartetotherium sansaniense* gehört zu den Arten, bei denen das Incisivengebiß erhalten bleibt. Die wenigen vorhandenen oberen  $I^1$  (Taf. 10, Fig. 3, 4) zeigen sehr geringe Größenunterschiede und da keine Zähne in situ vorliegen, kann über den vermutlich sehr geringen Geschlechtsdimorphismus bzw. darüber, in welchen Merkmalen sich männliche und weibliche Incisiven unterscheiden, keine Aussage getroffen werden.

Die oberen  $I^1$  von *sansaniense* unterscheiden sich auf jeden Fall von denen der übrigen Sandelzhausener Rhinocerotidengattungen, da die männlichen  $I^1$  von *Prosantorhinus* sehr groß sind und eine kurze, schmale Wurzel besitzen und die weiblichen  $I^1$  bohnenförmig und kleiner sind, sowie eine andere Morphologie aufweisen; *Plesiaceratherium* hat lange schmale  $I^1$ , die sich auch deutlich von *sansaniense* unterscheiden.

Der obere  $I^2$  ist ein kleiner, rudimentärer, stiftförmiger Zahn, der sich schwer bestimmen läßt und laut HEISSIG (1972: 73) nur bei *Dicerorhinus schleiermacheri* und *Rhinoceros (Gandatherium)* vorkommt. Aus Sandelzhausen ist bisher kein oberer  $I^2$  bekannt.

Zwei der wenigen von *sansaniense* vorliegenden  $I^1$  zeigen sehr ähnliche morphologische Merkmale: die Krone ist recht niedrig und in antero-posteriorer Ausdehnung langgestreckt und schmal. Die Labialseite ist deutlich konvex, die Lingualseite eben; letztere kann von terminal bis zur Schmelzbasis eine Furchung zeigen, die terminal V-förmig und markant ausgebildet ist und zur Schmelzbasis hin weiter und flacher wird. Die Wurzel ist kurz, nach hinten geneigt und endet terminal spitz-zugerundet.

Da wie bei *Prosantorhinus* die Abnutzung des  $I^1$  durch den unteren  $I_2$  etwas hinter der anterioren Spitze ansetzt, bleibt diese stehen und tritt besonders bei stark abgekauten Zähnen markant hervor. Die Abkautungsfläche ist labial stärker herausgearbeitet und zeigt im posterioren Teil eine zarte, aber deutliche Striation; die kleine Abkautungsfläche an der anterior stehenbleibenden Spitze ist glatt poliert und entstand vermutlich durch die Lippen des Tieres bei der Nahrungsaufnahme.

Ein weiterer  $I^1$  zeigt eine etwas andere Morphologie: die Krone ist noch niedriger und in antero-posteriorer Erstreckung kürzer als bei den vorher beschriebenen Zähnen. Labi-

#### Tafel 10

*Lartetotherium sansaniense* (LARTEI, 1848)

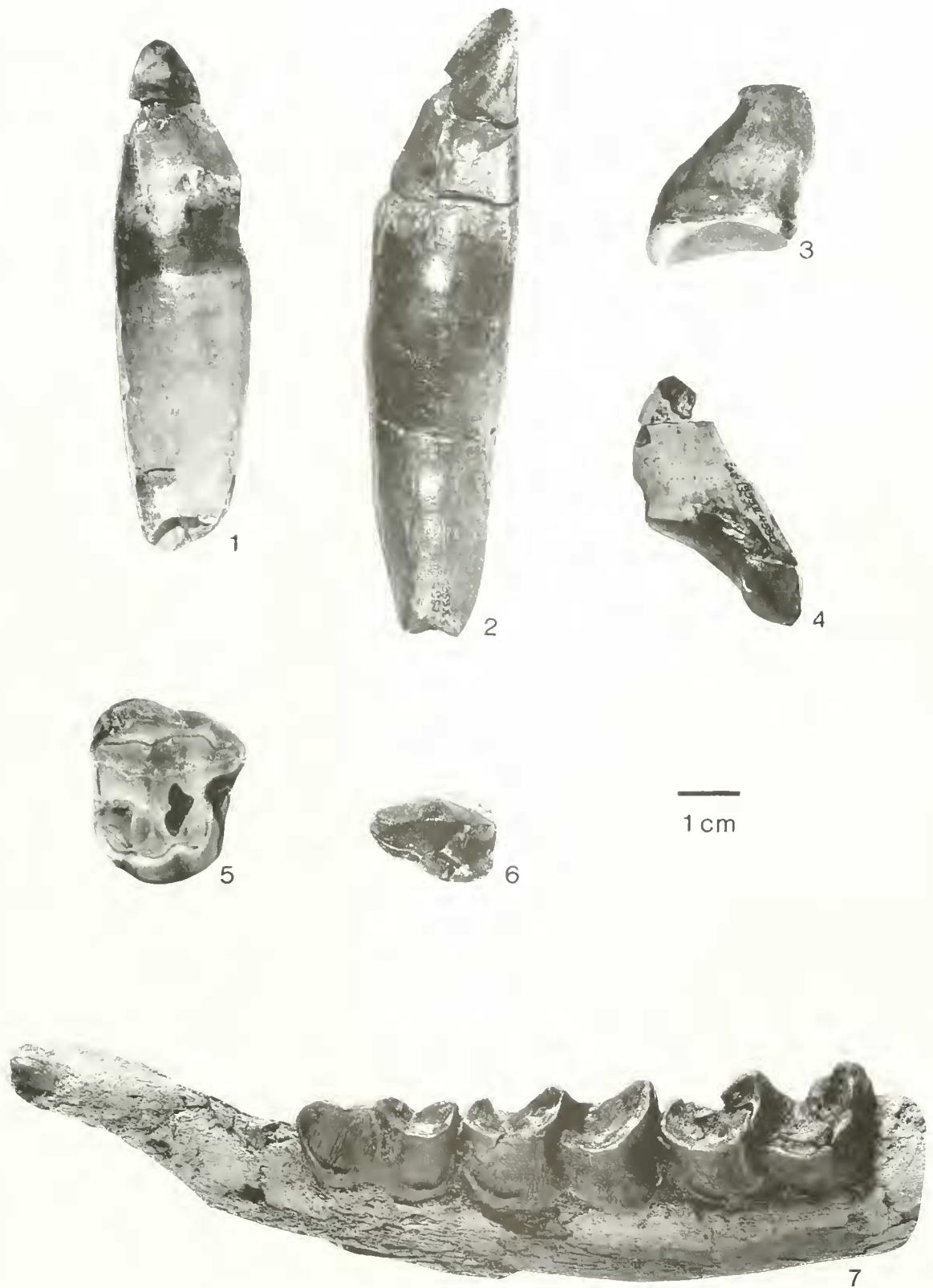
Darstellung 1:1

- Fig. 1:  $I_2$  sin, (Weibchen ?), BSP 1959 II 4979, linguale Ansicht.
- Fig. 2:  $I_2$  dex, (Männchen ?), BSP 1959 II 4980, linguale Ansicht.
- Fig. 3:  $I^1$  sin, (Weibchen ?), BSP 1959 II 4553, labiale Ansicht.
- Fig. 4:  $I^1$  dex, (Weibchen ?), BSP 1959 II 4550, labiale Ansicht.
- Fig. 5:  $P^2$  dex, BSP 1959 II 4433, okklusale Ansicht.
- Fig. 6:  $P^1$  sm, BSP 1959 II 4958, okklusale Ansicht.

*Plesiaceratherium fablbischi* (HEISSIG, 1972)

Darstellung 1:1

- Fig. 7: Laktealer Unterkiefer sin mit  $dI_2$  (!),  $P^1$  im Durchbruch (nur die Spitze ist sichtbar),  $D_2 - D_4$ , BSP 1959 II 9039, labio-okklusale Ansicht.



al- wie Lingualseite der Wurzel sind leicht konvex, die Wurzel insgesamt so lang wie bei den anderen P<sub>1</sub>, endet aber terminal als länglicher, abgerundeter Grat. Anterior ist etwa 1 cm oberhalb der Basis an der Wurzel eine deutliche Verdickung ausgebildet; insgesamt neigt sich die Wurzel ebenfalls nach hinten, aber schwächer als bei den anderen beschriebenen P<sub>1</sub>. Ein weiterer deutlicher Unterschied ist die Abkautungsfläche dieses Zahnes im Vergleich zu den anderen: die Abkautung setzt nicht ein ganzes Stück hinter der anterioren Spitze an, sondern direkt daran, so daß vorne nur eine ganz kleine Spitze stehenbleibt, die glatt poliert ist. Die gesamte übrige Abkautungsfläche ist wie bei den anderen P<sub>1</sub> labial deutlich mehr abgekaut und zeigt eine zarte, aber deutliche Striation. Da die anteriore Spitze nicht stehenbleibt, wirkt der Zahn insgesamt flacher. Ob diese morphologischen Unterschiede der verschiedenen ausgeprägten oberen P<sub>1</sub> auf einen Geschlechtsdimorphismus hinweisen oder ob es sich um die natürliche Variabilität innerhalb der Art handelt, kann zum jetzigen Zeitpunkt nicht geklärt werden, da zu wenige Zähne vorliegen.

### 3.3.8 Untere Molaren

#### Morphologische Merkmale und Variabilität am M<sub>1</sub>

Der hinterste Molar M<sub>1</sub> (Taf. 9, Fig. 1) ist der längste Zahn im Unterkiefer. Wie bei den anderen beiden Nashorn-Gattungen aus Sandelzhausen sind auch die unteren Backenzähne von *Lartetotherium* uniform und merkmalsarm. Talonid und Trigonid sind gleich lang; die posteriore Wurzel ist jedoch nicht so deutlich wie bei *Prosantorhinus* nach hinten gespreizt, sondern sitzt mehr oder weniger senkrecht im Kiefer. Wie an den Incisiven ist etwas unterhalb der Krone die Wurzel in der für diese Art typischen Form verdickt und läuft dann terminal wieder verschmälert aus. Diese Wurzelverdickung ist jedoch nicht an allen M<sub>1</sub> zu beobachten.

Der Metallophid-Innenschenkel ist lang und liegt senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers; der Metallophid-Außenschenkel ist sehr kurz und bildet mit dem Innenschenkel einen spitzen Winkel; das Protoconid bildet dadurch eine deutliche Kante an der Außenseite. Paraconid und Paralophid liegen parallel zum Metallophid-Innenschenkel. Durch den kurzen Metallophid-Außenschenkel ist die Trigonidgrube sehr eng und schmal und liegt sehr viel höher über der Schmelzbasis als die Talonidgrube. Die Wände der Trigonidgrube sind zwar ebenfalls steil wie bei den übrigen Gattungen, aber der Boden fällt – im Gegensatz zu *Prosantorhinus* – nur sehr schwach nach lingual ab. Das anteriore Cingulum ist als deutliche, halbmondförmige Leiste etwas oberhalb der Schmelzbasis ausgebildet.

Der lange Hypolophid-Innen- und der kurze Hypolophid-Außenschenkel bilden zusammen einen stumpfen Winkel. Der Innenschenkel ist – im Gegensatz zu *Plesiaceratherium* – nur schwach nach hinten gestreckt. Die Talonidgrube hat flache Wände, der Boden liegt hoch über der Basis und fällt nur sehr schwach nach lingual ab; eine Rinne in der Talonidgrube wie sie bei *Prosantorhinus* und *Plesiaceratherium* deutlich ausgebildet ist, fehlt hier. Das posteriore Cingulum unterscheidet den M<sub>1</sub> von allen übrigen Molaren: es ist etwa in der Mitte der

posterioren Zahnseite direkt an der Schmelzbasis als kleiner Knoten oder nur als Verdickung entwickelt und nie durch Druckusur abgenutzt, da kein Zahn im Kiefer mehr folgt.

Labiales und linguales Cingulum fehlen immer; die Außenfurche ist meist tief und markant, kann aber V-förmig oder U-förmig ausgebildet sein; sie ist leicht nach vorn geneigt. Eine Entoconidrinne fehlt immer und das Entoconid ist – im Gegensatz zu *Prosantorhinus* und *Plesiaceratherium*, die ein flaches Entoconid zeigen – leicht konvex vorhanden. Eine ganz schwache Horizontalstreifung ist rund um den ganzen Zahn erkennbar, typischer für *Lartetotherium* ist jedoch die völlig glatte Ausbildung der Außen-, Innen- und Rückseite des Zahnes ohne jegliche Skulpturelemente. Nur ein Zahn zeigt kleine kurze und flache senkrechte Riefen an der posterioren und labialen Seite. Da der M<sub>3</sub> lange nach dem Zahnwechsel erscheint, ist er meist nur schwach abgekaut.

#### Morphologische Merkmale und Variabilität am M<sub>2</sub>

Der zweite untere Molar (Taf. 9, Fig. 2, 3) ist etwas kürzer und vor allem an der Basis des Trigonids schmaler als der M<sub>3</sub>. Des Weiteren lassen sich beide Zähne durch die Ausbildung des posterioren Cingulums unterscheiden: dieses liegt bei M<sub>2</sub> zwar ebenfalls in der Mitte der posterioren Zahnseite, aber etwas oberhalb der Basis und bildet einen kleinen Riegel, der durch die Druckusur des M<sub>1</sub> meist etwas abgenutzt ist. Das anteriore Cingulum ist analog zu M<sub>3</sub> ausgebildet und zieht noch ein Stück auf die Außenseite; labiales und linguales Cingulum fehlen immer.

Talonid und Trigonid sind gleich lang; die Knickung von Metallophid und Hypolophid ist analog zu M<sub>3</sub> entwickelt. Die Trigonidgrube ist sehr flach und von rechtwinklig geknickten steilen Wänden umgeben; der Boden der Grube fällt nicht nach lingual ab, sondern liegt parallel zur Kaufläche. Die tiefer liegende Talonidgrube hat flache Wände, der Boden liegt weit über der Schmelzbasis und fällt nur ganz gering nach lingual ab; eine Rinne in der Talonidgrube fehlt ebenso wie eine Entoconidrinne. Die Außenfurche ist immer tief und markant vorhanden, meist V-förmig und leicht nach vorn geneigt. Wie die übrigen Molaren zeigt auch M<sub>2</sub> sehr glatte und skulpturlose Außen-, Rück- und Innenseiten.

#### Morphologische Merkmale und Variabilität am M<sub>3</sub>

Der erste Molar (Taf. 9, Fig. 4) ist deutlich kürzer und schmaler als die übrigen Molaren. Außer in der Größe unterscheidet er sich durch die Ausbildung des Trigonids und Talonids von M<sub>2</sub>; während bei M<sub>2</sub> Talonid und Trigonid gleich lang ausgebildet sind, ist das Trigonid bei M<sub>1</sub> deutlich kürzer. Dadurch ist auch die Trigonidgrube viel enger ausgebildet, hat flachere rundliche Wände (nicht rechtwinklig geknickte steile Wände wie bei M<sub>2</sub>), der Boden liegt höher über der Basis und fällt nur sehr gering nach lingual ab.

Wie bei den übrigen Molaren ist das Paralophid lang bis zur Innenseite ausgezogen und liegt senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers. Das Hypolophid ist analog zu M<sub>2</sub> ausgebildet, die Talonidgrube liegt allerdings höher über der Basis als bei M<sub>2</sub> und ist nicht so weit.

Eine Rinne in der Talonidgrube, eine Entoconidrinne sowie ein labiales und linguales Cingulum fehlen; anteriores und posteriores Cingulum sind analog zu  $M_1$  entwickelt. Die Außenfurche ist tief und V-förmig, leicht nach vorn geneigt und zeigt keine Spur eines Cingulums. An der Außen- und Rückseite des Zahnes sind kleine, kurze und flache senkrechte Rillen erkennbar. Da der  $M_1$  als erster Molar vor dem Zahnwechsel erscheint, ist er meist im Trigonidbereich stärker abgekaut als die übrigen Molaren.

### 3.3.9 Untere Prämolaren

#### Morphologische Merkmale am $P_4$

Der letzte Prämolare (Taf. 9, Fig. 7) unterscheidet sich metrisch nur geringfügig von  $M_1$ , zeigt aber in der Ausbildung der morphologischen Merkmale deutliche Abweichungen. Trigonid und Talonid sind gleich lang; der Hypolophid-Innenschenkel ist nach hinten rundlich ausgebaucht, das Entoconid ist nach antero-lingual gerichtet. Der Hypolophid-Außenschenkel ist kurz und liegt nicht wie bei  $M_1$  in der Längserstreckung des Kiefers, sondern ist nach innen gedreht. Hypolophid-Innen- und Außenschenkel bilden also keinen deutlichen Knick wie bei  $M_1$  und  $M_2$ , sondern eine sanfte Rundung. Die Talonidgrube ist dadurch ebenfalls rundlicher ausgebildet, die Wände flach und der Boden der Grube liegt weit oberhalb der Schmelzbasis; eine Rinne in der Talonidgrube fehlt ebenso wie eine Entoconidrinne. Ein  $P_4$  zeigt am hinteren Ende im Ausgang der Talonidgrube einen kleinen niedrigen Schmelzgrat.

Außen- und Innenschenkel des Metalophids bilden zusammen einen spitzeren Winkel als bei  $M_1$ , d. h. der Außenschenkel ist stärker nach lingual geneigt; das Paralophid ist ebenfalls lang, weit nach innen gezogen und liegt senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers. Die Trigonidgrube liegt nur wenig höher als die Talonidgrube, hat steilere Wände mit einem engen Boden, der nur geringfügig nach lingual abfällt. Eine Protoconidfalte ist ganz schwach angedeutet.

Labiales und linguales Cingulum fehlen, anteriores und posteriores Cingulum sind analog zu  $M_1$  und  $M_2$  ausgebildet. Die Außenfurche ist besonders im okklusalen Teil tief und V-förmig, weitet sich etwas zur Basis hin und ist leicht nach vorn geneigt. An der posterioren und labialen Zahnseite ist eine zarte Horizontalstreifung erkennbar, senkrechte Riefen fehlen. Im basalen äußeren Teil ist das Hypolophid deutlicher ausgebaucht als bei den Molaren.

#### Morphologische Merkmale am $P_3$

Der dritte Prämolare (Taf. 9, Fig. 5, 7) ist zwar nur geringfügig kürzer, aber besonders im vorderen Teil deutlich schmaler. Trigonid und Talonid sind gleich lang; der Hypolophid-Innenschenkel ist kürzer als bei  $P_4$ , aber in derselben Weise gebogen. Der kurze Außenschenkel ist noch etwas weiter nach innen gedreht als bei  $P_4$ . Die Trigonidgrube ist enger mit flachen Wänden, der Boden fällt etwas steiler nach innen ab als beim letzten Prämolaren. Im Ausgang der Talonidgrube ist eine deutliche Rinne ausgebildet, die etwas oberhalb der Basis endet.

Der Innenschenkel des Metalophids ist im Gegensatz zu  $P_4$  weit nach hinten gestreckt und kürzer; eine Protoconidfalte ist deutlich erkennbar. Dadurch ist die Trigonidgrube verengt, hat steil abfallende Wände und eine Rinne am Boden, die am Ausgang der Trigonidgrube endet. Die Trigonidgrube liegt nur geringfügig höher als die Talonidgrube; eine Entoconidrinne fehlt ebenso wie ein linguales Cingulum. Anteriores und posteriores Cingulum sind analog, aber etwas schwächer als am letzten Prämolaren ausgebildet.

Die Außenfurche ist okklusal tief und markant, zur Basis flacher und weiter sowie nicht so stark nach vorn geneigt wie bei den Molaren. Der basale äußere Teil des Hypolophids ist deutlicher nach außen gebaucht als bei den Molaren.

Die Externseite zeigt kein Cingulum und keine Skulpturelemente, aber eine feine Horizontalstreifung; kurze, flache senkrechte Riefen können auftreten.

#### Morphologische Merkmale am $P_2$

$P_2$  ist zwar deutlich kürzer und besonders im vorderen Bereich sehr viel schmaler als  $P_3$ , die Grundmerkmale sind jedoch – im Vergleich mit den anderen Arten – noch vorhanden (Taf. 9, Fig. 6). Das Trigonid ist etwas länger als das Talonid; der Hypolophid-Innenschenkel ist kürzer und rundlicher sowie weiter nach antero-lingual ausgezogen als bei  $P_4$ . Der Hypolophid-Außenschenkel ist weit nach innen gebogen. Die Talonidgrube liegt höher über der Basis als die Trigonidgrube und hat ganz flache Wände, der Boden ist trichterförmig und fällt somit zur Mitte und nicht nach lingual ab; eine Rinne fehlt und der Ausgang der Talonidgrube ist durch eine schwache Innenschwelle verschlossen. Der Metalophid-Innenschenkel ist am weitesten von allen Prämolaren nach hinten schräggestellt, die Protoconidkante steht besonders im okklusalen Teil als Leiste über die Außenfurche vor, basal ist das Protoconid flacher als bei den übrigen Prämolaren ausgeprägt. Der Metalophid-Außenschenkel liegt parallel zur Längserstreckung des Kiefers und ist recht schmal.

$P_2$  besitzt ein voll entwickeltes, senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers, d. h. rechtwinklig nach lingual umgeknicktes Paralophid. Die Paraconidkante kann antero-labial eine kleine Leiste bilden. Die Protoconidfalte liegt weit lingual und ist bei  $P_2$  am stärksten von allen Prämolaren entwickelt. Auch die Trigonidgrube ist trichterförmig wie die Talonidgrube, aber enger; die Wände sind viel steiler und sie liegt tiefer. Eine enge Rinne läuft weit an der Innenwand herab, fällt steil ab und endet oberhalb der Basis.

Die Außenfurche ist okklusal sehr tief, da die Protoconidkante als Leiste vorsteht, im basalen Teil wird sie weiter und flacher. Eine vordere Außenfurche kann ausgebildet sein, sie ist aber nur im okklusalen Teil schwach sichtbar und tritt auch nur am  $P_2$  auf. Innen- und Außencingulum fehlen ebenso wie eine Entoconidrinne; anteriores und posteriores Cingulum sind analog zu den übrigen Prämolaren entwickelt. Die Außenseite zeigt eine ganz flache Horizontalstreifung, ist aber ansonsten völlig glatt wie bei den übrigen unteren Backenzähnen.

### Morphologische Merkmale am $P_1$

Der vorderste Prämolare von *Lartetotherium sansanense* (Taf. 9, Fig. 8, 9) ist der kleinste Zahn im Unterkiefer, aber im Vergleich mit den übrigen drei Nashorn-Gattungen von Sandelzhausen der größte Zahn: er ist sehr viel größer als  $P_1$  von *Prosantorhinus* und ebenfalls deutlich länger und breiter als der  $P_1$  von *Plesiaceratherium*. Außerdem besitzt nur der  $P_1$  von *Lartetotherium* zwei deutlich getrennte Wurzeln und sitzt im Kiefer auf Höhe der übrigen Zähne, so daß er – im Gegensatz zu *Prosantorhinus* und *Plesiaceratherium*, deren  $P_1$  deutlich unterhalb der Kaufläche der übrigen Zähne sitzen – normal abgekaut wird.

Der Hypolophid-Außenschenkel liegt parallel zur Längserstreckung des Kiefers, der Innenschenkel ist dazu rechtwinklig nach innen umgeknickt. Die Talonidgrube ist klein mit steilen Wänden und einer schwachen Rinne, die oberhalb der Basis endet. Der lange Metallophid-Außenschenkel liegt ebenfalls parallel zur Längserstreckung des Kiefers, der kurze Innenschenkel ist weit nach hinten gestreckt und bildet deshalb mit dem Außenschenkel einen stumpfen Winkel; eine Protoconid-falte ist vorhanden und nach innen gewölbt. Am Vorderende des länglichen und schmalen Paraconids sitzt ein kurzes Paralophid-Häkchen, das im rechten Winkel nach innen ausgerichtet ist. Die Trigonidgrube ist nur noch als hochliegende, kleine Vertiefung zu erkennen. Ein Innencingulum fehlt und die Lingualseite ist ganz glatt ausgebildet; an der Außenseite fehlt ebenfalls das Cingulum, aber es sind feine flache Längsriefen erkennbar.

Ein anteriores und posteriores Cingulum sind schwach und knapp über der Basis entwickelt; an der posterioren Zahnseite sind Zahnschmelz und Cingulum durch die Druckusur des nachfolgenden  $P_2$  stark abgenutzt. Eine Außenfurche ist nur in der Nähe der Kaufläche als ganz flache und weite Vertiefung vorhanden, in der gleichen Weise ist eine vordere Außenfurche schwach und flach entwickelt.

### 3.3.10 Untere lakteale Prämolaren

Da jeweils nur ein isolierter  $D_4$ ,  $D_3$  und  $D_2$  von *Lartetotherium sansanense* aus Sandelzhausen vorliegt (lakteleale Unterkiefer fehlen), erfolgt lediglich eine morphologische Beschreibung der einzelnen Zahnpositionen, da mangels Zähnen keine Aussage zur Variabilität getroffen werden kann. Generell fällt bei  $D_3$  und  $D_4$  die sehr starke Knickung der Joche auf. Im Unterkiefer ist nur der  $D_4$  den Molaren analog;  $D_3$  ist nach vorn verlängert. Der  $D_2$  ähnelt dem  $P_2$ , ist aber schmaler und niedriger als dieser.

$D_1$  (Taf. 9, Fig. 10): ob am letzten unteren laktealen Prämolare Talonid und Trigonid gleich oder ungleich lang sind, ist unbekannt, da der vordere Zahnteil abgebrochen ist. Metallophid-Innen- und Außenschenkel sind scharf geknickt, so daß die Protoconidkante als deutliche Leiste über die Außenfurche vorsteht. Der Metallophid-Innenschenkel ist leicht nach hinten gestreckt und liegt deshalb nicht mehr senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers; der Metallophid-Außenschenkel ist nach antero-lingual geneigt. Der kurze Außen- und der lange Innenschenkel des Hypolophids bilden zusammen einen

stumpfen Winkel. Der Hypolophid-Außenschenkel liegt fast parallel zur Längserstreckung des Kiefers, der Hypolophid-Innenschenkel ist weiter als der Metallophid-Innenschenkel nach hinten geöffnet.

Die Talonidgrube ist weit mit flachen Wänden und einem nach lingual leicht abfallenden Boden. Eine deutliche Rinne zieht sich entlang des ganzen Bodens der Talonidgrube und endet am Ausgang derselben oberhalb der Basis. Eine Entoconidrinne fehlt ebenso wie ein linguales und labiales Cingulum; ein posteriores Cingulum ist analog zu den definitiven Backenzähnen entwickelt. Die Außenfurche ist nur okklusal sehr tief und schlitzförmig ausgebildet und endet weit oberhalb der Basis. Der Zahn ist völlig glatt ohne Skulpturelemente und zeigt nur an der Außenseite ganz flache und kurze senkrechte Riefen.

$D_3$  (Taf. 9, Fig. 11): der Zahn ist deutlich länger und besonders im vorderen Zahnteil schmaler als der  $D_4$ . Metallophid-Innen- und Außenschenkel sind im stumpfen Winkel geknickt, wobei das Protoconid durch diese Knickung an der Außenseite eine noch deutlichere Kante bildet als am  $D_4$ . Der Metallophid-Außenschenkel ist sehr lang und liegt parallel zur Längserstreckung des Kiefers. Der kürzere Innenschenkel ist im selben Maß wie bei  $D_4$  nach hinten gestreckt. Eine Protoconid-falte ist nur ganz flach und schwach erkennbar. Das Paralophid ist verdoppelt, wodurch eine weite und flache, aber sehr hoch über der Basis liegende Paralophidgrube entsteht. Sie besitzt flache Wände, fällt flach nach antero-lingual ab und enthält eine kleine Rinne, die weit oberhalb der Basis endet. Der Paralophid-Innenschenkel erstreckt sich bis zur Lingualseite und hat ein kleines, nach vorn gerichtetes Häkchen ausgebildet.

Die Trigonidgrube ist eng, mit rechtwinklig aneinanderstoßenden, steil nach vorn und hinten abfallenden Wänden und weist eine tiefe, V-förmige Rinne auf, die steil nach lingual abfällt und am Ausgang der Trigonidgrube oberhalb der Basis endet. Ein anteriores Cingulum ist als schwache Leiste nur etwas oberhalb der Basis entwickelt. Hypolophid-Innen- und -Außenschenkel bilden einen scharfen Winkel wobei der kurze Außenschenkel weit-gerundet nach lingual umgebogen und in der Mitte des Metallophid-Innenschenkels angeheftet ist. Der etwas längere Hypolophid-Innenschenkel ist weiter nach hinten gestreckt als der Metallophid-Innenschenkel.

Die Talonidgrube ist rundlich, liegt höher als die Trigonidgrube, hat flach nach lingual abfallende Wände, aber keine Rinne am Boden. Im Ausgang der Talonidgrube sitzt ein deutlicher, nach okklusal gewölbter Riegel; da nur ein Zahn vorliegt, ist unklar, ob es sich um einen Cingulum-Riegel oder eine einmalige Bildung an diesem Zahn handelt. Am Entoconid ist okklusal ein kleines kurzes Häkchen entwickelt, das nach vorn zeigt. Ein linguales Cingulum ist nur im Ausgang des Trigonids als kleiner Riegel vorhanden, ein labiales Cingulum fehlt; das posteriore Cingulum ist als kleine, kurze Leiste etwas oberhalb der Basis ausgebildet. Die Außenfurche ist weit, flach und U-förmig; eine vordere Außenfurche ist schwach angedeutet. Besonders an der Außen- und Rückseite des Zahnes sind kleine, kurze und flache senkrechte Riefen erkennbar.



D<sub>2</sub> (Taf. 9, Fig. 12): der vorderste laktele Pramolar ist so lang wie der P<sub>2</sub>, aber schmaler und niedriger als dieser. Der Bereich der Trigonidgrube kann nicht beschrieben werden, da dieser herausgebrochen ist. Das Paralophid ist geteilt und besteht aus einem längeren Außen- und einem kurzen Innenschenkel; die dazwischenliegende Paralophidgrube ist viel kleiner, schmaler und länglicher als bei D<sub>2</sub>. Sie liegt sehr hoch über der Basis, die Wände fallen steil nach antero-lingual ab. Anteriores und posteriores Cingulum sind analog zu den übrigen Milchzähnen entwickelt. Trotz des abgebrochenen Okklusal-Teils des Trigonids ist an der Externseite eine deutliche Längskante des Protoconids erkennbar, sie ist jedoch schwächer als bei D<sub>2</sub> entwickelt.

Der Hypolophid-Innenschenkel ist weit nach vorn gebogen mit einem kleinen Häkchen am Ende; der Hypolophid-Außenschenkel ist weit nach lingual eingedreht, so daß die Talonidgrube weit und rundlich ausgebildet ist mit flachen Wänden und einer tiefen Rinne, die nach lingual abfällt. Die Außenfurche ist nur als flache, nicht sehr markante Längsrinne ausgebildet; ein Außencingulum fehlt.

### 3.3.11 Untere Incisiven

Die unteren I<sub>2</sub> von *Lartetotherium sansaniense* (Abb. 45C, 47C; Taf. 10, Fig. 1, 2) zeigen wie die der verwandten rezenten Art *Didermocerus sumatrensis* vermutlich nur einen sehr geringen Geschlechtsdimorphismus. Da aus Sandelzhausen nur vier isolierte I<sub>2</sub> vorliegen, von denen sich jeweils zwei in der Länge ähneln und Zähne in situ fehlen, ist in Bezug auf den Geschlechtsdimorphismus unklar, ob es sich bei diesen Zähnen nur um die normale Variabilität innerhalb der Art oder um einen sehr geringen Geschlechtsdimorphismus handelt. Die etwas größeren, d. h. längeren, eventuell männlichen Zähne sind nur geringfügig nach außen gebogen; die Labialseite ist nur schwach nach oben gekrümmt, die Lingualseite fast völlig flach.

Die Krone ist kurz, spitz-dreieckig, schaufelförmig und hat einen gerundeten Vorderrand. Der Querschnitt durch die Kronenbasis ist tropfenförmig und die Zähne sind mäßig stark abgekaut, deshalb sind zwei Abkautflächen erkennbar: Die eine Fläche zieht sich von der Basis entlang der mesialen Schneide bis nach apikal und zeigt eine zarte, aber deutliche Striation, die durch die Nahrungsaufnahme und den oberen I<sub>1</sub> herausgearbeitet wurde. Die zweite Abkautfläche zieht sich von der Basis entlang der disto-lingualen Schneide nach apikal und ist glatt poliert, hervorgerufen durch die Lippen des Tieres bei der Nahrungsaufnahme. Die Wurzel ist direkt unterhalb der Krone nur sehr schwach abgeschnürt, mesio-lingual kann ein kurzer Cingulum-Riegel ausgebildet sein. Unterhalb der Krone hat die Wurzel einen breit-abgeflachten ovalen Querschnitt, der sich nach terminal stark verjüngt und fast kreisrund ausläuft. Unterhalb der Krone bis etwa zur halben Länge des Zahnes ist die Wurzel in der für *Lartetotherium* typischen Weise verdickt und verschmälert sich anschließend wieder bis zum Wurzelende. Die Labialseite zeigt eine deutliche, aber dünne Schmelzschicht, die auf der Lingualseite fehlt; dies ist ein Hinweis auf einen männlichen Zahn.

Die beiden anderen aus Sandelzhausen vorliegenden I<sub>2</sub> ähneln morphologisch sehr stark den oben beschriebenen Zäh-

nen, sind aber deutlich kürzer. Die Zähne sind schwächer nach außen und oben gerundet; die Unterseite ist konvex, die Oberseite völlig plan. Auch die Krone ist kürzer, zeigt aber lingual eine zarte Schmelzschicht, was auf weibliche Zähne hindeutet. Es sind ebenfalls zwei Abkautflächen ausgebildet, wobei die mesio-linguale nur eine ganz zarte Striation erkennen läßt; die disto-linguale Abkautfläche ist glatt poliert. Unterhalb der Krone ist die Wurzel geringfügig, jedoch etwas stärker als bei den vorher beschriebenen Zähnen, abgeschnürt – ein weiterer Hinweis auf weibliche Zähne. Der Wurzel-Querschnitt ist breit-oval, verjüngt sich bis zum Wurzelende und ist dort fast kreisrund. Die Verdickung der Wurzel unterhalb der Krone ist sichtbar, aber nicht so stark wie bei den anderen beiden Zähnen (Männchen?).

### Beschreibung und Diskussion der isolierten I<sub>1</sub>

BSP 1959 II 414 (Taf. 7, Fig. 7): dieser Zahn unterscheidet sich morphologisch deutlich von den in Kapp. 3.1.11 und 3.2.11 beschriebenen. Die Wurzel ist rund, lang, stiftförmig und terminal abgesplittert; die Krone ist kurz, unabgekaut und rundlich. Der Zahnhals ist nur gering eingeschnürt, so daß Krone und Wurzel den gleichen Durchmesser haben. Dieser Zahn wird von HEISSIG (1972: 72) als linker I<sub>1</sub> von *Lartetotherium sansaniense* bestimmt, da die Wurzel zu dick ist für die bisher bekannten Alveolen von *Prosantorhinus germanicus*. HEISSIG beschreibt die Krone als schief-kugelig, stark geglättet, aber ohne Schlißspuren. Da dieser Zahn für einen I<sub>1</sub> von *Prosantorhinus germanicus* zu groß ist, und die I<sub>1</sub> von *Plesiaceratherium fablbuschi* nicht bekannt sind, könnte es sich um einen I<sub>1</sub> von *Lartetotherium sansaniense* handeln; dI<sub>1</sub> und dI<sub>2</sub> sind bisher von *sansaniense* nicht bekannt.

Die folgenden Zähne ähneln sich in Größe und morphologischem Aufbau und gehören eventuell zur gleichen Art:

BSP 1959 II 5375 (Taf. 7, Fig. 12): Die Wurzel ist etwa 1 cm unterhalb der Krone abgebrochen, ist rund und geht ohne Abschnürung an der Basis in gleicher Stärke in die Krone über. Die Krone ist rundlich-kappenförmig, lingual und labial mit einer gleichmäßig dicken Schmelzschicht versehen, und die Spitze ist leicht schräg abgekaut. Die Wurzel ist etwas stärker und die Krone etwas höher als bei dem oben beschriebenen I<sub>1</sub> von *Lartetotherium sansaniense*, deshalb bleibt die Artzugehörigkeit und die genaue Zahnposition offen.

BSP 1959 II 5376 (Taf. 7, Fig. 11): die Krone ist rundlich, kegelförmig, zeigt rundum eine gleichmäßig starke Schmelzschicht und ist apikal schräg abgekaut. Der Zahnhals ist leicht abgeschnürt, die Krone etwas breiter als die knapp unter der Schmelzbasis abgebrochene, runde Wurzel. Die Krone hat ein sehr ähnliches Aussehen wie der Zahn 5375, auch die Größe dieses I<sub>1</sub> ähnelt den vorher beschriebenen Zähnen von *Lartetotherium sansaniense*.

### 3.3.12 *Lartetotherium sansaniense* an weiteren Fundstellen

#### Obere Süßwasser-Molasse (OSM)

*Lartetotherium sansaniense* ist außer in Sandelzhausen auch an weiteren Fundstellen der OSM vertreten, z. B.: Voggersberg,

Schierling (Ältere Serie), Stätzing bei Augsburg, Pfaffenzell bei Derching (Mittlere Serie), sowie Massenhausen bei Freising (Jüngere Serie). In München (BSP) befinden sich folgende Zahnreste von *Lartetotherium sansaniense* aus der OSM:

BSP 1974 I 21: P<sub>1</sub> dex, Feinsand Thannhausen; der Zahn ist stark abgekaut, etwas schmaler als ein P<sub>1</sub> aus Sandelzhausen, zeigt aber dieselben morphologischen Kronenmerkmale. Die Schmelzbasis an der Externseite verläuft jedoch horizontal, im Gegensatz zu den Stücken aus Sandelzhausen, wo sie außen gewellt verläuft. Ein weiterer deutlicher Unterschied ist die nur lingual zweigeteilte Wurzel von P<sub>1</sub> aus Thannhausen.

BSP 1976 VI 12: M<sup>1</sup> dex, Thannhausen; der Zahn ähnelt metrisch und morphologisch sehr stark den M<sup>1</sup> aus Sandelzhausen, Außen- und Innenseite sind völlig glatt, das Crochet ist das einzige vorhandene Sekundärelement. Einziger Unterschied: der M<sup>1</sup> aus Thannhausen hat ein stärkeres Außencingulum, das jedoch nur aus einem Knoten besteht, der recht kräftig an der Basis entwickelt ist; die M<sup>1</sup> aus Sandelzhausen zeigen einen großen und einen kleinen Cingulumknoten an der Außenwand.

BSP 1985 XIV 38: P<sub>1</sub> dex, Pfaffenzell bei Derching; der letzte Prämolare ist metrisch und morphologisch mit den P<sub>4</sub> aus Sandelzhausen vergleichbar.

#### Georgensgmünd

*Lartetotherium sansaniense* ist in Georgensgmünd in den Süßwasserkalken und -mergeln mit Sandlinsen nur sehr selten vertreten. H. v. MEYER (1834) läßt eine genaue Bestimmung seiner Zahnrelikte offen, bildet aber einige Zähne ab, bei denen es sich um *Lartetotherium sansaniense* handeln könnte: Der auf Taf. 3, Fig. 23 abgebildete I<sub>2</sub> ist etwas größer als ein I<sub>2</sub> aus Sandelzhausen, ähnelt aber diesen Zähnen in der morphologischen Ausbildung. Die Krone des I<sub>2</sub> aus Georgensgmünd ist ebenfalls kurz, die Wurzel läuft jedoch terminal breitgerundet, bei den Sandelzhausener Exemplaren zugespitzt aus.

Der linke P<sub>1</sub> auf Taf. 4, Fig. 29 ist mit Sicherheit ein zu *Lartetotherium sansaniense* gehöriger Zahn: er ist etwas größer als die Sandelzhausener Exemplare, ähnelt diesen aber im morphologischen Aufbau. Im Gegensatz zu den P<sub>1</sub> aus Sandelzhausen hat der P<sub>1</sub> aus Georgensgmünd labial keine getrennten Wurzeln; P<sub>1</sub> aus Sandelzhausen zeigt labial wie lingual zwei deutlich getrennte Wurzeln.

#### Steinheim am Albuch

Aus den Süßwasserkalken dieser Fundstelle stammen zahlreiche Reste von *Lartetotherium sansaniense* sowie „*Dicrorhinus*“ *stembemensis*. Letztere Art wird Kap. 3.1.13 aufgeführt.

FRAAS (1870) erwähnt zuerst die Art *Rhymoceros sansaniensis* aus Steinheim und bildet Zähne ab (Taf. 3, Fig. 2, 4, 9). Es ist jedoch fraglich, ob es sich um Zähne dieser Art handelt, da sie ein für *sansaniense* unübliches Außencingulum zeigen (Fig. 2, 4) sowie eine starke hintere Protoconusfurchung am M<sup>2</sup>, die ebenfalls sonst nicht so stark auftritt (Fig. 9).

An den oberen Molaren (M<sup>1</sup>, M<sup>2</sup>) von *sansaniense* aus Steinheim sind keine Cingula vorhanden, das Crochet ist als einfa-

cher Sporn ausgebildet, Metaconusrippe und Mesostyl nur ganz schwach und flach erkennbar. Am M<sup>1</sup> von *sansaniense* aus Steinheim und Sandelzhausen ist das posteriore Cingulum in Form von zwei Knoten ausgebildet. Auch die oberen Prämolaren aus Steinheim zeigen kein Außen- und Innencingulum, die Metaconusrippe ist jedoch als kräftiger Wulst vorhanden. An den P<sup>4</sup> von *sansaniense* aus Sandelzhausen tritt lingual keine Brückenbildung auf; die Molaren zeigen vergleichbare morphologische Merkmale wie die Zähne aus Steinheim.

D<sup>2</sup> von *sansaniense* aus Steinheim: Metaloph und Protoloph liegen parallel und sind nur schwach geknickt, Innen- und Außencingulum fehlen, der Paraconus ist zur Mitte der Außenwand gerückt und bildet eine gleichmäßig starke Leiste von basal bis okklusal; die Metaconusrippe ist als Wulst angedeutet, aber schwach entwickelt. Der Protoloph ist nur basal mit dem Ectoloph verbunden, der Bereich zwischen Hypoconus und Protoconus ist eng und V-förmig, das Crochet ist einfaltig und rundlich, die Crista schmal und lang ausgebildet; Furchen fehlen an Hypoconus und Protoconus. Bei D<sup>2</sup> von *sansaniense* aus Sandelzhausen liegen die beiden Querjoche nicht parallel, sondern konvergieren; der Protoloph ist auch okklusal – wenn auch nur durch eine schmale Verbindung – deutlich am Ectoloph angewachsen, des Weiteren ist die Metaconusrippe stärker entwickelt.

Die hinteren laktealen Prämolaren von *sansaniense* aus Steinheim und aus Sandelzhausen zeigen nur schwache Protoconus- und Hypoconusfurchen. Die morphologischen Merkmale der merkmalsarmen unteren Molaren und Prämolaren von *sansaniense* aus Steinheim und Sandelzhausen sind vergleichbar.

Am D<sub>2</sub> von *sansaniense* aus Steinheim ist das Paralophid geteilt und besteht aus zwei kurzen Häkchen. Der Metalophid-Außenschenkel ist lang und liegt parallel zur Längserstreckung des Kiefers, der Innenschenkel ist weit nach hinten gebogen und mit dem Entoconid verschmolzen, so daß die Talonidgrube allseitig geschlossen ist. Auch bei D<sub>2</sub> von *sansaniense* aus Sandelzhausen ist das Paralophid gespalten, die Talonidgrube aber nicht geschlossen. Auffällig am D<sub>3</sub> von *sansaniense* aus Steinheim ist die eher rundliche Anordnung der Joche im Gegensatz zu den D<sub>3</sub> von *sansaniense* aus Sandelzhausen, die in sehr scharfem Winkel geknickt sind.

Morphologische und metrische Merkmale der I<sub>2</sub> von *sansaniense* aus Steinheim und Sandelzhausen sind vergleichbar, letztere zeigen jedoch meist zarte Abkauungsstriemen. Die I<sub>2</sub> aus Steinheim zeigen ebenfalls die für *sansaniense* typische Verdickung im Wurzelbereich unterhalb der Krone. Eine Symphyse von *sansaniense* aus Steinheim mit I<sub>1,2</sub> sin und dex (Orig. zu ROGER 1900: 37, Taf. 1, Fig. 2) zeigt kleine, fast flach im Kiefer eingepflanzte I<sub>2</sub>, nur die Krone ist etwas nach oben gebogen; auf den Abkauungsflächen der I<sub>2</sub> ist keine Striation erkennbar. Die Zähne liegen weit auseinander und lassen viel Platz für die I<sub>1</sub>; deren Wurzel ist rund, die Krone hat einen etwas größeren Durchmesser und sitzt wie eine Kappe auf der Wurzel; die Krone ist jedoch an der Basis nicht abgeschnürt. Da aus Sandelzhausen kein vollständiger Unterkiefer mit beiden Ästen erhalten ist, kann bezüglich des Abstandes der I<sub>1</sub> und I<sub>2</sub> keine Aussage getroffen werden. Die wohl zu *sansaniense*

*samsiense* gehörigen isolierten  $I_1$  aus Sandelzhausen (Taf. 7, Fig. 7, 11, 12) ähneln stark dem hier beschriebenen  $I_1$  in den morphologischen und metrischen Merkmalen.

#### Sansan

Die Art *sansaniense* wurde von LARTET (1848) an Material (Schädel) aus Sansan definiert. CERDEÑO (1992a) bemerkt, daß das Typusmaterial aus Sansan im Vergleich mit dem spanischen Material dieser Art in der Bezahnung identisch ist, aber im posterianalen Skelett differiert. *Lartetotherium sansaniense* ist an keiner Fundstelle so reichlich vertreten wie dies z. B. bei den beiden anderen Sandelzhausener Nashorn-Arten der Fall ist; so kommt die Form zwar in Sansan vor, aber nicht in reichlichem Ausmaß.

Vergleich des Holotyps aus Sansan mit *sansaniense* aus Sandelzhausen: Unterkiefer-Reihe mit  $M_1 - P_1$  dex sowie der Symphyse mit  $I_2$  dex (abgebr.),  $I_2$  sin,  $I_1$  und  $I_2$  (abgebr.): Die Unterkiefer-Molaren sowie die Prämolaren  $P_4$  und  $P_5$  stimmen metrisch und morphologisch mit denen aus Sandelzhausen überein. Am  $P_2$  des Typusstückes ist der Metalophid-Innenschenkel so weit nach hinten gebogen, daß er mit dem Entoconid verschmilzt und dadurch die Talonidgrube allseitig geschlossen und trichterförmig ausgebildet wird; diese Ausprägung kommt in Sandelzhausen nicht vor. Des Weiteren ist der  $P_1$  am Typusstück kürzer und schmaler als in Sandelzhausen; die Morphologie der  $P_1$  ist an beiden Lokalitäten vergleichbar. Bezüglich der Incisiven am Typusstück kann wenig ausgesagt werden, da der rechte Zahn unterhalb der Krone, der linke im Kronenbereich abgebrochen ist und am Abfuß keine Feinstrukturen (z. B. eine Striation) erkennbar ist. Der Querschnitt der  $I_2$  des Typusstückes ist breit-gerundet und stimmt mit dem der  $I_2$  aus Sandelzhausen überein. OSBORN (1900) ist der Meinung, daß es sich bei dem Typusmaterial (Schädel und Unterkiefer) um ein männliches Tier aufgrund der gut entwickelten Hörner handelt. Die unteren Incisiven werden von ihm nicht ausdrücklich als männliche Zähne genannt. Anhand der Unterkiefer-Incisiven aus Sansan ist nicht feststellbar, ob es sich um ein männliches oder weibliches Tier handelt, da die Zähne beider Geschlechter mehr oder weniger denselben Durchmesser besitzen und der Geschlechtsdimorphismus vermutlich nur sehr gering ausgeprägt war; dieselben Kriterien wurden in Sandelzhausen beobachtet und können erst gelöst werden, wenn männliche und weibliche untere Incisiven in situ gefunden werden.

Zwischen den  $I_2$  am Typusmaterial ist genügend Platz für die relativ großen  $I_1$  vorhanden, die zwar abgebrochen sind, aber kreisrunde Alveolen mit einem Durchmesser von 7mm zeigen, der exakt dem Durchmesser des einzigen aus Sandelzhausen vorliegenden  $I_1$  entspricht;  $I_1$ -Alveolen aus Sandelzhausen sind unbekannt. Das Unterkiefer-Zahnmaterial aus Sansan und Sandelzhausen ist somit nahezu identisch.

Auch die Oberkiefer-Zähne des Typusmaterials ( $M^1 - P^2$  sin und dex) stimmen metrisch und morphologisch bis auf geringfügige Abweichungen mit den Zähnen aus Sandelzhausen überein. Unterschiede: der  $M^1$  aus Sansan zeigt ein stärkeres posteriores Cingulum, das als kurzer, aber kräftiger Riegel postero-lingual etwas oberhalb der Basis ausgebildet ist;  $M^1$

aus Sandelzhausen zeigt ein aus zwei ungleich großen Knoten bestehendes hinteres Cingulum. Bei diesen kleinen Unterschieden kann es sich aber um die natürliche Variabilität innerhalb der Art handeln. Durch die stärkere Abkautung der Prämolaren aus Sansan kommt es an  $P^1 - P^2$  zu einer lingualen Verschmelzung zwischen Hypoconus und Protoconus, so daß der Medius geschlossen wird; diese Bildung ist in Sandelzhausen nicht zu beobachten. Die oberen  $P^1$  und  $I^1$  beider Lokalitäten können nicht miteinander verglichen werden, da sie am Typus-schädel fehlen.

Ein weiterer Unterkiefer von *sansaniense* aus Sansan mit  $P_1 - P_2$  dex,  $P_1 - P_3$  und  $M_1 - M_2$  sin, Symphyse mit  $I_1 -$  und  $I_2 -$  Alveolen wurde mit dem Material aus Sandelzhausen verglichen: der  $P_1$  ist zweiwurzig, die morphologischen Merkmale stimmen mit denen der  $P_1$  aus Sandelzhausen überein, der  $P_2$  aus Sansan ist jedoch kürzer und auch etwas schmaler. Der  $P_2$  aus Sansan ist genauso groß wie ein  $P_2$  aus Sandelzhausen und zeigt im Trigonidbereich vergleichbare morphologische Merkmale, d. h. die Protoconidfalte ist ausgebildet und das Protoconid steht als deutliche Leiste über die Außenfurche vor; der Talonidbereich ist jedoch abnormal ausgebildet, da der Hypoconid-Innenschenkel gespalten ist, d. h. Entoconid und Hypoconulid einen spitzen, nach hinten geöffneten Winkel bilden; hierbei muß es sich um eine einmalige, abnorme Bildung handeln, da sie nur an diesem einen Zahn beobachtet wurde.

Der  $P_1$  zeigt die für diese Zahnposition typischen Merkmale, die in derselben Weise bei den  $P_1$  in Sandelzhausen ausgebildet sind: fehlendes Außen- und Innencingulum, V-förmige und tiefe Außenfurche, deutlich erkennbare Protoconidfalte. Auch die Molaren dieses Stückes aus Sansan sind mit denen aus Sandelzhausen vergleichbar.

Die Alveolen der abgebrochenen  $I_2$  zeigen jedoch einen für *sansaniense* sonst unüblichen, d. h. recht runden Querschnitt; die  $I_2$  aus Sandelzhausen sind durchweg von flach-breit-gerundetem Querschnitt. Alle anderen Merkmale an diesem Unterkiefer aus Sansan sprechen jedoch für die Zugehörigkeit zu *sansaniense*, so daß es sich bei den hier sehr runden Querschnitten wohl um die natürliche Variabilität innerhalb der Art handeln wird. Die Alveolen der  $I_1$  haben genau denselben kreisrunden und auch metrisch identischen Querschnitt wie der aus Sandelzhausen vorliegende  $I_1$ .

Die morphologischen Merkmale der  $D^2$  aus Sansan sind mit denen der  $D^2$  aus Sandelzhausen vergleichbar, die Zähne aus Sansan sind jedoch etwas größer. Der zur Mitte der Außenseite gerückte Paraconus ist bei den  $D^2$  an beiden Fundstellen in der für die Art typischen Weise als starker und markanter Wulst ausgebildet.

Abschließend kann gesagt werden, daß die Zähne von *Lartetotherium sansaniense* von weiteren Fundstellen der OSM metrisch mit den Zähnen aus Sandelzhausen übereinstimmen; in der Ausbildung der morphologischen Merkmale kommt es zu kleinen Abwandlungen. Die  $P_1$  und  $I_2$  aus Georgensgmünd sind größer als in Sandelzhausen, die morphologischen Merkmale der Molaren und Prämolaren beider Fundstellen sind vergleichbar. Die morphologischen Merkmale der Molaren und Prämolaren aus Steinheim und Sandelzhausen sind sich sehr

ähnlich, in der morphologischen Ausbildung von  $D_2$  und  $D_2^2$  beider Fundstellen bestehen jedoch Unterschiede.

Fazit: Ober- und Unterkieferzähne von *sansaniense* zeigen in Sansan und Sandelzhausen – bis auf geringfügige Abweichungen an  $P_1$  und  $P_2$  – vergleichbare metrische und morphologische Merkmale und sind am Gebiß nur sehr schwer unterscheidbar.

*Lartetotherium sansaniense* an weiteren Fundstellen: In den Braunkohlen der Steiermark ist die Art eine der häufigsten Formen; in den fluviatilen Schottern des Wiener Beckens ist die Art sehr selten vertreten; aus den Regensburger Braunkohlen liegt auch nur ein Stück vor. Spaltenfüllungen im verkarsteten Jura von La Grive enthalten nur äußerst selten Relikte von *sansaniense*. Auch an den Fundstellen La Romieu, Baigneaux-en-Beauce, Saint-Frajou und Bézian à la Romieu ist die Art sehr selten.

### 3.3.13 Weitere Arten im Vergleich mit *Lartetotherium sansaniense*

#### „*Dicerorhinus*“ *steinheimensis* (JAGER, 1835)

Historischer Überblick: JAGER (1835: 69) stellt anhand von Zahn- und Knochenmaterial aus den Süßwasserkalken bei Steinheim die neue Art *steinheimense* auf, da er es für nötig befindet, die kleineren Reste aus Steinheim von *Rh. minutus* aus Moissac zu trennen.

FRAAS (1870: 15) beschreibt zwar die in Steinheim auftretende kleine und seltene Nashorn-Art *steinheimense*, die kleiner ist als die von CUVIER (1822) beschriebene Art *Rh. minutus* aus Moissac, er meint jedoch, daß zur Begründung einer neuen Art das Größenverhältnis allein nicht ausreicht. FRAAS bleibt deshalb weiterhin bei der Bezeichnung *Rh. minutus* CUVIER. FRAAS (Taf. 3, Fig. 1, 10) bildet ein linkes Unterkiefer-Bruchstück mit Milchbezaahnung sowie einen oberen  $D^{3+4}$ ? ab; um welche Art es sich dabei handelt ist unklar.

ROGER (1898: 29ff.) schlägt vor, den Sammelbegriff *Rh. minutus* vorläufig auf die von CUVIER (1822) beschriebenen Reste von Moissac zu beschränken und für die Stücke der besonders kleinen Form aus Sansan die Bezeichnung *Rh. steinheimensis* (JAGER) zu verwenden. OSBORN (1900: 259ff.) führt an, daß im Obermiozän von Steinheim und La Grive St.-Alban die kleine Art *Rh. steinheimensis* vorkommt. Er bemerkt, daß das beste Stück von *steinheimensis*, eine Oberkiefer-Zahnreihe aus Steinheim, in Stuttgart (Nr. 6032) vorliegt: der  $P^1$  ist recht

einfach,  $P^2$  zeigt eine Crista und ein kleines Anterochet,  $P^3$  zeigt ein deutliches Crochet;  $P^{3+4}$  unterscheiden sich von den Molaren durch das Fehlen einer Furche am Anterochet. Die Molaren zeigen eine Crista, ein reduziertes Anterochet sowie ein starkes Crochet.

TEPPNER (1915: 19ff.) schließt sich der Meinung von ROGER bezüglich der Arten *steinheimense* und „*minutus*“ an und faßt unter dem Namen *Diceratherium steinheimense* diejenigen steirischen Reste (Göriach und Leoben) zusammen, die bisher als *Aceratherium minutum* und als *Diceratherium steinheimense* aufgeführt wurden. TEPPNER schlägt ebenfalls vor, als *Rh. minutus* nur die von CUVIER beschriebenen Reste aus Moissac zu bezeichnen und die Benennung *Rh. steinheimense* (JAGER) nur für die kleine Form aus Sansan zu verwenden. Ob es sich bei dem von TEPPNER (Taf. 2, Fig. 5) als *Diceratherium steinheimense* abgebildeten Unterkiefer mit laktealer und definitiver Bezaahnung wirklich um diese Art handelt, kann anhand des Fotos nicht beurteilt werden.

VIRET (1951) diskutiert die Stellung der Art *steinheimensis* und bemängelt, daß es zur Gewohnheit geworden ist, mit dem Namen *steinheimensis* ein kleines miozänes Nashorn von niedriger Statur zu verbinden, das noch unvollständig bekannt ist. VIRET (1951) bemerkt, daß in der älteren Literatur unter dem Namen *Rh. minutus* sämtliche Nashornreste von kleiner Größe eingeordnet werden. Es gibt jedoch nicht nur eine kleine miozäne Nashorn-Art und diese sollten nicht mit den kleinen oligozänen Formen verwechselt werden. VIRET ist nicht der Meinung, daß das von OSBORN bezeichnete Typusstück (Oberkiefer Nr. 6032) aus Steinheim in Stuttgart zu *steinheimensis* zu stellen ist. Wenn dieser Oberkiefer nicht von *D. smorrensis* zu unterscheiden ist, dann gehört er laut VIRET ohne Zweifel dieser Art an. Die Reste aus La Grive stellt VIRET zu *Rh. steinheimensis*, da die Zähne durch ihre Zierlichkeit auffallen. Da jedoch Schädel und posteraniales Skelett fehlen, ist eine genaue Bestimmung der Art *steinheimensis* laut VIRET nicht möglich.

HEIZMANN (1973) übernimmt die Faunenliste von FRAAS (1870):

Bestimmung nach FRAAS: *Rhinoceros minutus*

Neue Bestimmung nach HEIZMANN: *Diceratherium steinheimense* bzw. *Didermoceros steinheimensis*.

GUERIN (1980) charakterisiert die Art *Dicerorhinus steinheimensis* (JAGER): Es handelt sich um ein Nashorn von kleiner bis sehr kleiner Gestalt, der Schädel ist unbekannt. Die Art wurde in Steinheim definiert (MN 7) und existiert noch

MN-Zonierung nach MEIN	Deutschland	Frankreich	Spanien	
MN 11	Dorn-Dürkheim •			
MN 10		Montredon •		
MN 9	Eppelsheim •		Can Llobateres •	
MN 7/8	Steinheim ♦ *	La Grive * ♦?		
MN 6	Georgensgmund *	Sansan *		
MN 5	Sandelzhausen *			
MN 4b		Bézian à la Romieu * Baigneaux *		

\* *Lartetotherium sansaniense*  
♦ „*Dicerorhinus*“ *steinheimensis*  
• *Dihoplus schleiermacheri*

Tab. 106: Stratigraphische Tabelle zu den Fundorten der Gattung *Lartetotherium* und verwandter Formen.

bis in Zone MN 9; die Synonymie ist bei VIRIET (1951) veröffentlicht. Die Art ist rar und selten zitiert. Geographische Verbreitung: Spanien, Frankreich, Deutschland. Stratigraphische Verbreitung: oberes Astaracium (MN 7 und MN 8) bis unteres Vallesium (MN 9). Wenige Reste sind aus Steinheim und La Grive bekannt. GUERIN (1980) ist der Meinung, daß die Backenzähne von *steinheimensis* die Unter-Gattung *Dicerorhinus* charakterisieren: Die oberen Molaren und Prämolaren besitzen immer ein Crochet, Crista und Antecrochet fehlen. Entwicklungstendenzen: die M<sup>1</sup> behalten ihre Größe, bei den oberen Prämolaren ist jedoch eine Größenzunahme vom Astaracium zum Vallesium zu beobachten. Die Schlußfolgerungen von GUERIN bezüglich *Dicerorhinus* (*Dicerorhinus*) *steinheimensis*: es handelt sich um einen *Dicerorhinus* von sehr kleiner Statur. Schädel, Kiefer und Vordergebiß sind unbekannt. Biotop: es handelt sich um ubiquiste Tiere, d. h. sie sind an keinen bestimmten Lebensraum gebunden, bevorzugen aber feuchte Waldregionen.

HEISSIG (1984) weist daraufhin, daß die Stellung von „*Didermocerus*“ *steinheimensis* noch recht problematisch ist, da der größte Teil der Gebißmerkmale für einen Angehörigen der Rhinocerotini spricht, jedoch auch neben der geringen Körpergröße noch ursprünglichere Merkmale auftreten. Schädel und Skelett sind unbekannt; die Art ist bisher auf Süddeutschland und Österreich beschränkt. Nach der Beschreibung von HEISSIG (1984) sind die oberen Molaren von *steinheimensis* sehr klein, extrem niederkronig, mit sehr tief eingeknicktem Metaconus und besitzen kein Außencingulum. Desweiteren besitzt die Art noch eine sehr weit nach hinten vorspringende Fortsetzung des Ectolophus; eine linguale Brücke zwischen den Innenhöckern ist besonders häufig. Die oberen Backenzähne sind klein, besitzen eine starke Metaconusrippe sowie ein Innencingulum. Die unteren Molaren sind ebenfalls klein mit sehr tiefer Außenfurche. Der P<sub>2</sub> besitzt ein nur schwach nach lingual gerichtetes Paraconid, die Rinne in der Talonidgrube reicht bis fast zur Kronenbasis. Die I<sup>1</sup> sind unbekannt, die I<sub>1</sub> besitzen eine kurze schaufelförmige Krone; eventuell handelt es sich auch um die weiblichen Zähne von *sansaniense*?

PROTHERO & SCHÖCH (1989) erwähnen nur kurz *Dicerorhinus* *steinheimensis* aus dem Astaracium und dem unteren Vallesium von W-Europa, das ihrer Meinung nach das kleinste je bekannte Nashorn aus dem Neogen gewesen sein könnte; „Verzweigung“ wurde jedoch nie beobachtet an Nashörnern der Alten Welt.

Diskussion: Die Zähne von *steinheimensis*, die von der Autorin untersucht wurden, sind die kleinsten von den bisher in dieser Arbeit beschriebenen Zahnresten und deshalb anhand der metrischen Merkmale nicht mit *Lartetotherium sansaniense* vergleichbar. Morphologische Zahnmerkmale: Bei den unteren Molaren von *steinheimensis* von verschiedenen Fundorten der OSM ist das Talonid etwas kürzer als das Trigonid; bei den unteren Molaren von *sansaniense* aus Sandelzhausen sind Talonid und Trigonid gleich lang. Die Knickung der Joche im stumpfen Winkel ist bei beiden Arten ähnlich ausgebildet ebenso wie ein schwach vorhandenes anteriores und posteriores Cingulum und das fehlende labiale und linguale Cingulum.

Bei den unteren Prämolaren von *steinheimensis* verläuft vom Ausgang der Talonid-Grube bis fast zur Schmelzbasis eine deutliche Rinne, die bei *sansaniense* fehlt. Während der vordere Zahnteil von P<sub>2</sub> bei *steinheimensis* reduziert ist (d. h. das Paralophid fehlt), besitzt der P<sub>2</sub> von *sansaniense* ein voll entwickeltes, senkrecht zur Längserstreckung des Kiefers, d. h. rechtwinklig nach lingual umgeknicktes Paralophid. Die Symphyse von *steinheimensis* ist sehr kurz und schmal, die Alveolen der I<sub>2</sub> sind sehr flach, breit-oval und liegen so nahe beieinander, daß kein Platz mehr für die I<sub>1</sub> bleibt. HEISSIG (1984) vermutet, daß die auffällig enge Stellung der I<sub>2</sub> entweder für einen Sexualdimorphismus spricht, der bei den Rhinocerotini sonst fehlt oder für eine sehr stark abweichende Spezialisierung. Der Wurzelquerschnitt der I<sub>2</sub> von *sansaniense* aus Sandelzhausen ist breit-oval, Symphysen liegen jedoch nicht vor, d. h. es ist noch nicht bekannt ob die I<sub>1</sub> zwischen den I<sub>2</sub> saßen oder auf die Unterseite gerückt sind.

Die Stücke von *Dicerorhinus* *steinheimensis* aus Steinheim zeigen vergleichbare metrische und nur geringfügige Abweichungen in der Ausprägung der morphologischen Merkmale im Vergleich mit den Zähnen von *steinheimensis* aus der OSM. An den Zähnen aus Steinheim ist labial und lingual eine zarte Anwachsstreifung erkennbar; labiales und linguales Cingulum fehlen wie bei den Stücken aus der OSM, die Protoconidfalte ist an den Zähnen der OSM und in Steinheim stark ausgeprägt. Der D<sub>2</sub> von *steinheimensis* besitzt eine kompliziertere Kronenmorphologie als der D<sub>2</sub>; Das Metaconid ist soweit nach hinten gebogen, daß es mit dem Entoconid verschmilzt und die Talonidgrube dadurch geschlossen und trichterförmig ausgebildet wird. Am D<sub>3</sub> ist das Paralophid gespalten, eine Protoconidfalte deutlich erkennbar. Ein gespaltenes Paralophid ist auch am D<sub>1</sub> von *Lartetotherium sansaniense* ausgebildet, eine geschlossene Talonidgrube fehlt jedoch meist.

Der Protoloph am P<sup>1</sup> von *steinheimensis* fehlt ebenso wie bei *sansaniense*; während jedoch bei *sansaniense* am D<sup>3</sup> ein labiales Cingulum fehlt, ist es bei *steinheimensis* in Form eines Zapfens zwischen Hypoconus und Protoconus entwickelt. Gemeinsamkeiten in der Ausbildung von morphologischen Merkmalen bei *steinheimensis* und *sansaniense*: An der Außenseite ist der Paraconus bis zur Mitte gerückt und bildet eine starke Rippe. Furchen an Hypoconus und Protoconus sind nicht ausgebildet.

Schlußfolgerung: Bei „*Dicerorhinus*“ *steinheimensis* handelt es sich um ein Nashorn von sehr kleiner Gestalt, dessen Schädel und obere Incisiven noch unbekannt sind. Der größte Teil der Gebißmerkmale spricht zwar laut HEISSIG (1984) für einen Angehörigen der Rhinocerotini, jedoch treten neben der geringen Körpergröße auch noch ursprünglichere Merkmale auf; die Autorin stimmt der Meinung von HEISSIG zu, daß es sich bei *steinheimensis* um einen Vertreter der Rhinocerotini handelt wegen einiger vergleichbarer morphologischer Merkmale. Auf Grund der geringen Größe kann die Art jedoch nicht zur Gattung *Lartetotherium* (MN 4 - MN 9) gestellt werden.

#### *Diboplos schleiermachersi* (KAUP, 1832-1834)

Historischer Überblick: KAUP (1834: 33ff.) stellt anhand eines Schädels (KAUP 1832: Taf. 10, Fig. 1, 1a) aus

Eppelsheim (MN 9) die neue Art *Schleiermacheri* auf, benannt nach seinem Freund, Geheimrat M. SCHLEIERMACHER. KAUP (1832: Taf. 11, Fig. 1, 2) bildet zwei obere isolierte I<sup>ab</sup>, beschreibt die Zähne aber nicht in seinem Werk 1834, sondern gibt nur die Maße an. KAUP (1854: 1-7) überarbeitet die von ihm 1832 und 1834 beschriebenen Nashornreste aus Eppelsheim, bestätigt oder korrigiert seine vorherigen Bestimmungen, beschreibt Relikte von *Rh. schleiermacheri* und bildet Stücke dieser Art ab (Taf. 1, Fig. 3, 4; Taf. 3, Fig. 1-8; Taf. 5; Taf. 10, Fig. 1, 1a). H. v. MEYER (1834: 62ff.) erwähnt nur kurz den von KAUP als *Rh. Schleiermacheri* bestimmten Schädel aus Eppelsheim, vergleicht seine Reste aus Georgensgmünd mit den Arten *incisivum* und *schleiermacheri* aus Eppelsheim und gibt Längen- und Breitenmaße einiger Zähne an. JÄGER (1835: 36) erwähnt *Rh. schleiermacheri* nur kurz im Rahmen seiner Vergleiche.

Auch PETERS (1870) vergleicht seine Stücke aus Eibiswald mit *Rh. schleiermacheri* und ist der Meinung, daß die Schädel aus Eibiswald nicht zu *Rh. schleiermacheri*, sondern zur Art von Sansan gehören. BRANDT (1878: 48-50) stellt in seinem lateinischen Werk für die Art *Schleiermacheri* die neue Gattung *Diboplus* auf, die als gültiger Name für diese Art verfügbar ist.

GUIRIN (1980) geht detaillierter auf die Art *Dicerorhinus schleiermacheri* ein und vergleicht sie mit den Arten *sansaniensis* und *stembemensis*. Die Art wurde in Eppelsheim (MN 9) definiert und kommt bis zum Ende des Turoliums (MN 13) vor. Die Synonymieliste zu dieser Art ist sehr lang, da die Art oft in der Literatur genannt wird. Sie ist selten in West-Europa (Spanien; Frankreich: Montredon, Lyon-Croix Rousse; Deutschland: Eppelsheim) und aus Ost-Europa (Pikermi, Samos) nicht beschrieben. Die Art ist relativ häufig, aber nie sehr reichlich an den verschiedenen Fundstellen.

Evolutionstendenzen nach GUIRIN (1980): vom Vallesium zum Turolium werden der letzte untere Prämolare und die ersten beiden unteren Molaren kürzer und schmaler. Zur Phylogenie äußert sich GUIRIN: *D. schleiermacheri* ist viel größer als der *Dicerorhinus*, der vorher in W-Europa auftrat; er zeigt auch modernere Merkmale und tritt schließlich in der Zone

MN 9 zeitgleich mit *D. sansaniensis* und *D. stembemensis* auf; ein asiatischer Vorfahre wäre denkbar.

GUIRIN (1988) beschreibt die vier Rhinocerotiden der Fundstelle Montredon (MN 10) zu denen auch die Art *schleiermacheri* gehört; GUIRIN gibt die Hauptfundorte der Art an:

Im unteren Vallesium: Spanien (Can Llobateres); Frankreich (Lyon-Croix Rousse); W-Deutschland (Eppelsheim und Esselborn); Schweiz (Charmoille).

Im oberen Vallesium: Spanien (Masia del Barbo); Frankreich (Soblay); Österreich (Wien).

Im Turolium: Spanien (mehrere Fundstellen); Frankreich (Mont Luberon); Deutschland (Dorn-Dürkheim).

Bereits 1980 zeigte GUIRIN drei aufeinanderfolgende Evolutionsstadien der Art auf:

Stadium I: primitive Form der Art in Zone 9

Stadium II: ob. Vallesium, Größenverminderung

Stadium III: Turolium, die Form wird sehr voluminös.

Die Reste aus Montredon sind von mittlerer Größe und entsprechen dem 2. Stadium, also Zone 10.

GIRAADS (1988) bemerkt, daß eine kladistische Analyse der behornen Rhinocerotiden zeigt, daß *Diboplus schleiermacheri* aus Eppelsheim die primitivste Form unter den behornen Rhinocerotiden darstellt. Da *schleiermacheri* nicht mit den Gattungen *Lartetotherium* und *Dicerorhinus* verknüpft werden kann, weist GROVES (1983) daraufhin, daß BRANDT (1878) für diese Form den Gattungsnamen *Diboplus* aufgestellt hat. CERDEÑO (1992a) hält es für möglich, daß *Dicerorhinus schleiermacheri* mit *Lartetotherium* verwandt sein kann. CERDEÑO (1995) synonymisiert: „*Dicerorhinus schleiermacheri* = *Lartetotherium schleiermacheri*. CERDEÑO (1997) beschreibt die drei in Dorn-Dürkheim auftretenden Rhinocerotiden; eine der drei Arten ist *Lartetotherium schleiermacheri*.

Diskussion: Die beiden I<sup>1</sup> (KAUP 1832, Taf. 11, Fig. 1, 2) unterscheiden sich etwas in der Größe – ob dies auf einen Geschlechtsdimorphismus hindeutet, ist unbekannt – die Morphologie der beiden Zähne ist vergleichbar. Die beiden abgebildeten I<sup>1</sup> ähneln keinem der in Sandelzhausen bekannt-

	<i>Diboplus schleiermacheri</i>	<i>Lartetotherium sansaniense</i>
Stratigraphische Verbreitung	MN 9 - MN 13	MN 4 - MN 9
Hornausbildung	zwei Hornansatzstellen	eine Hornansatzstelle
I <sup>2</sup>	vorhanden	nicht nachgewiesen
I <sup>1</sup>	mit ganz flacher, schmaler und langer Krone, eine Spitze bleibt im vorderen Zahnteil nicht stehen, Wurzel endet terminal breit-gerundet	Krone flach, lang und schmal, eine markante Spitze bleibt im vorderen Zahnteil stehen, Wurzel kurz, nach hinten geneigt, endet terminal spitz-zugerundet
P <sup>3</sup>	Hypoconus und Protoconus lingual verschmolzen	Verschmelzung fehlt
D <sup>2</sup>	mit deutlichem Mesostyl, Crista und Crochet verschmolzen, Protoloph ist nur an der Crista, nicht am Ectoloph angewachsen	Mesostyl fehlt, Sekundärelemente nicht verschmolzen, Protoloph ist am Ectoloph angewachsen
I <sub>2</sub>	zeigt in mesialer Ansicht durch schwache Krümmung, Größe und terminal abgerundete Wurzel Ähnlichkeit mit I <sub>2</sub> von <i>sansaniense</i> aus Sandelzhausen	zeigt unterhalb der Krone die für <i>sansaniense</i> typische Verdickung, die <i>schleiermacheri</i> fehlt
P <sub>1</sub>	klein, einwurzelig	groß, zweiwurzelig

Tab. 107: Unterscheidungs-Kriterien von *Diboplus schleiermacheri* und *Lartetotherium sansaniense* (Sandelzhausen).

ten I. Die von KAUP abgebildeten I<sup>1</sup> haben eine ganz flache, schmale und lange Krone, die Wurzel endet terminal breitgerundet und nur die Vorderkante der Wurzel ist nach hinten geneigt. Da die Krone auf ganzer Fläche abgekaut wird, bleibt keine Spitze im vorderen Bereich stehen.

Die Oberkiefer-Molaren und Prämolaren (KAUP 1832: Taf. 11, Fig. 4-6; Taf. 12, Abb. 2, 4-6) ähneln nach KAUP denen von *Rb. incisivus*, unterscheiden sich aber von dieser Art durch die Größe (*schleiermacheri* ist größer als *incisivus*) und das Vorhandensein eines posterioren Cingulums in Form von 1-2 Knoten am M<sup>1</sup>. KAUP beschreibt die Zähne und gibt Längen- und Breitenmaße an. Die von KAUP abgebildeten oberen Backenzähne – vor allem die Prämolaren – unterscheiden sich von allen bisher in dieser Arbeit beschriebenen Zähnen; sie sind auch bedeutend jünger: P<sup>1</sup> ist recht kurz, aber breit, der Protoloph fehlt, ein Innencingulum ist ausgebildet.

Am P<sup>2</sup> ist der Protoloph reduziert, d. h. er besteht nur noch aus einem kreisrunden Protoconus. Der Hypoconus ist weit nach postero-labial ausgezogen und berührt fast das Metastyl. Ein Innencingulum fehlt, ein Crochet ist schwach angedeutet. Hypoconus und Protoconus sind am P<sup>2</sup> lingual zu einer starken Brücke verschmolzen, so daß der Medisinus hoch geschlossen wird. Der Hypoconus ist nicht ganz so weit nach postero-labial ausgezogen wie am P<sup>2</sup>; ein linguales Cingulum ist schwach angedeutet. Sekundärelemente: eine lange schmale Crista und ein breit-gerundetes Crochet, die sich fast berühren, sind vorhanden. Der P<sup>3</sup> zeigt sehr ähnliche morphologische Merkmale, der Hypoconus ist jedoch stärker als deutlicher Zapfen ausgebildet; ein Innencingulum ist ebenfalls angedeutet.

Die Molaren sind deutlich länger und zeigen keine linguale Brückenbildung; ein linguales Cingulum fehlt. Am M<sup>1</sup> sind eine starke vordere, eine schwache hintere Protoconusfurchen, sowie eine starke vordere Hypoconusfurchen erkennbar. Der Hypoconus ist hakenförmig weit nach postero-labial ausgezogen. Eine kurze schmale Crista sowie ein breit-gerundetes Crochet sind vorhanden. M<sup>2</sup> zeigt nur eine starke vordere und eine schwach angedeutete hintere Protoconusfurchen; die Crista ist als mehrfacher Sporn ausgebildet, das Crochet steht langlich in den Medisinus vor. Protoconusfurchen sind auch am M<sup>3</sup> schwach erkennbar; ein Crochet sowie ein posteriorer kurzer Cingulum-Riegel sind ausgebildet.

Des Weiteren beschreibt KAUP (1834: 36ff.) die oberen laktealen Prämolaren und bildet sie ab (Taf. 11, Fig. 7; Taf. 12, Fig. 1, 3). Am D<sup>2</sup> ist ein deutliches Mesostyl und eine schwache Metaconusrippe erkennbar. Die Querjoche liegen parallel und sind weit nach hinten gerichtet. Crista und Crochet sind verschmolzen, der Protoloph ist nur an der Crista, nicht am Ectoloph angewachsen; anteriores, posteriores und linguales Cingulum bilden eine durchgehende Leiste; ein linguales Cingulum fehlt bei *Lartetotherium sansaniense* immer.

D<sup>1</sup> ähnelt morphologisch den Molaren; die Querjoche liegen parallel, Mesostyl und Metaconusrippe sind – ebenso wie die Furchen der Innenhöcker – schwach angedeutet. Das Crochet ist lang und schmal, ein Innencingulum in Form eines kleinen Riegels vorhanden. Der Ectoloph ist auf der Zeichnung von KAUP (Taf. 11, Fig. 7) sehr lang dargestellt und reicht

über die posteriore Zahnseite hinaus. Furchen der Innenhöcker sind nicht erkennbar, ein Innencingulum fehlt, das Crochet ist lang und schmal.

Nach KAUP (1834) gibt es bei der Art *schleiermacheri* auf der Position des P<sup>1</sup> einen Milchzahnvorläufer, den er auf Taf. 12, Fig. 1 abbildet. KAUP kommt zu dieser Annahme, da sich der Milchzahn vom adulten Zahn durch das Vorhandensein eines Protolophs unterscheidet, der dem bleibenden Zahn fehlt (Taf. 11, Fig. 4). Da der Autorin keine P<sup>1</sup> von *schleiermacheri* vorliegen, kann nicht bewiesen werden, ob die Art auch einen D<sup>1</sup> besaß. Es ist jedoch möglich, daß der P<sup>1</sup> von *schleiermacheri* wie z. B. bei *Prosantorhinus germanicus* persistent war und der Zahn keinen Protoloph besaß wie bei *germanicus*.

Der von KAUP (1834, Taf. 11, Fig. 9) abgebildete I<sub>2</sub> dex ähnelt in der mesialen Ansicht sehr stark einem I<sub>2</sub> von *Lartetotherium sansaniense*. Die schwache Krümmung, die Größe und die terminal abgerundete Wurzel entsprechen sich; *Lartetotherium sansaniense* zeigt jedoch unterhalb der Krone die für diese Art typische Verdickung, die auf der Zeichnung von KAUP nicht erkennbar ist. Der gezeigte P<sub>1</sub> von *schleiermacheri* (Taf. 11, Fig. 8a, b) ist klein und von außen einwurzelig. *Lartetotherium sansaniense* besitzt einen großen P<sub>1</sub> und die Wurzel ist deutlich zweigeteilt.

Bei den unteren Milchzähnen (KAUP 1834, Taf. 11, Fig. 10, 10a; Taf. 12, Fig. 7) zeigt der D<sub>2</sub> eine allseits geschlossene, trichterförmige Talonidgrube (*sansaniense* aus Sandelzhausen nicht). Nach KAUP gibt es wohl auch im Unterkiefer auf der Position des P<sub>1</sub> einen Milchzahnvorläufer (Taf. 11, Fig. 10, 10a), der deutlich länger ist als der P<sub>1</sub> (Taf. 11, Fig. 8a, b). Ob es sich bei den Zähnen jedoch um dieselbe Art handelt, ist fraglich und kann auch schlecht beurteilt werden, da der Autorin – außer einem M<sup>1</sup> von *schleiermacheri* aus Eppelsheim – keine Stücke dieser Art vorliegen. Der von KAUP (1832: Taf. 10, Abb. 1) abgebildete Schädel von *Rb. schleiermacheri* zeigt deutlich den noch vorhandenen I<sup>2</sup>; dieser Zahn ist von *sansaniense* aus Sandelzhausen bisher nicht belegt.

Laut KAUP (1854) war *Rb. schleiermacheri* ein zweihörniges Nashorn mit laktealen und adulten Schneidezähnen und läßt sich nur mit *Rb. sumatrensis* vergleichen, von dem es sich durch seine Größe unterscheidet. Von den fossilen Formen kann die Art *schleiermacheri* nur mit *Rb. sansaniensis* verglichen werden, von dem es sich durch die Statur, die nach KAUP 1/4 größer ist, unterscheidet.

Nach OSBORN (1900: 260ff.) sind die Zähne des *Rb. schleiermacheri* von KAUP um 1/3 größer als die von *R. steinhemensis*. Die Art *schleiermacheri* gleicht *R. sansaniensis* in folgenden Punkten: an den oberen Molaren ist das Antecrochet reduziert, die Crista ist als mehrfacher Sporn ausgebildet, das Crochet ragt weit in den Medisinus vor; Unterschiede: der erste untere Prämolare ist persistent (primitives Merkmal), sehr großes nasales und frontales Horn, an den oberen Molaren keine Postfossetten.

Nach Meinung von GUERIN (1980) handelt es sich bei *schleiermacheri* um ein Nashorn von großer bis sehr großer Statur. GUERIN (1980) beschreibt den I<sup>1</sup> als groß und gewaltig, der I<sup>2</sup> ist klein, aber noch vorhanden; der I<sub>2</sub> ist gut entwickelt, erreicht aber nicht die Stärke derer von *A. incisivum*. Eine

Beschreibung der oberen Milchzähne erfolgt bei GUFRI (1980: 224).

CERDEÑO (1997) bemerkt, daß die meisten Autoren die Gattung *Dicrorhinus* auf die lebende Art *D. sumatrensis* beschränken; des Weiteren wurden auch andere generische Taxa für fossile Formen benutzt, die zu dieser Gattung gestellt wurden (HEISSIG 1973, GROVES 1983). Die Art *Lartetotherium schleiermacheri* hat jedoch ihrer Meinung nach keine klare generische Zuschreibung, deshalb fuhr GUFRI (1988) fort, sie zu *Dicrorhinus* zu stellen, während sie CERDEÑO (1992, 1995) in die Gattung *Lartetotherium* einordnet. Ihre Schlußfolgerung: *Lartetotherium schleiermacheri* zeigt eine nahe Verwandtschaft mit der Form in Eppelsheim und dem spanischen Material dieser Art.

Auf Grund der unten aufgeführten Unterscheidungs-Kriterien sowie der größeren Statur von *schleiermacheri* gegenüber *sansaniense* ist die Autorin der Meinung, daß die Art *schleiermacheri* weder mit der Gattung *Dicrorhinus* noch mit der Gattung *Lartetotherium* verknüpft werden kann, sondern wie von BRANDT (1878) vorgeschlagen, zur Gattung *Diboplis* gestellt werden sollte.

Während der letzten zwei Jahre wurden bei den Grabungen in Sandelzhausen zwei weitere Schädel von *Lartetotherium sansaniense* gefunden, so daß jetzt insgesamt drei Schädel dieser Art vorliegen, die alle nur eine Hornansatzstelle zeigen. Es stellt sich deshalb die Frage, ob die Art *sansaniense* aus Sandelzhausen zur Gattung *Lartetotherium* gestellt werden kann, da der Holotyp aus Sansan zwei Hornansatzstellen aufweist. Da Schädel im Rahmen dieser Arbeit nicht untersucht wurden, wird die Frage erst anhand von nachfolgenden Schädel-Untersuchungen und Vergleichen mit dem Holotyp beantwortet werden können.

Da von *Lartetotherium sansaniense* nicht genügend Zähne vorliegen, um biometrische Untersuchungen durchzuführen, werden die Zahnmaße für Vergleichszwecke nachfolgend aufgeführt.

Zahnposition	Länge [mm]	Breite [mm]	Vordere Breite [mm]	Diagonalbreite [mm]
M3 dex	35		42	45
M2 dex	40	42		
M1 dex	37	42		
P4 dex	31	40		
P3 dex	30	36		
M3 sin	36		42	44
M2 sin	40	42		
M1 sin	37	42		
P4 sin	31	40		
P3 sin	28	35		
P2 sin	25	30		
P1 sin	22	17		

Tab. 108: Längen- und Breitenmaße der Oberkieferzähne am Schädel (BSP 1959 II 5527) von *Lartetotherium sansaniense* aus Sandelzhausen.

BSP 1959 II	Zahnposition	Länge [mm]	Breite [mm]	Vordere Breite [mm]	Diagonalbreite [mm]
4461	M <sup>3</sup> sin	38		45,5	48
4484	M <sup>3</sup> dex	39		46,5	46
4481	M <sup>3</sup> sin	39		44	45
4462	M <sup>2</sup> dex	40	45		
4464	M <sup>2</sup> sin	42	50		
4466	M <sup>2</sup> dex	41	47		
4473	P <sup>4</sup> dex	32	44		
4465	P <sup>4</sup> sin	32	44		
4458	P <sup>4</sup> dex	31	43		
4469	P <sup>4</sup> dex	35	45		
4453	P <sup>4</sup> sin	34	44		
4478	P <sup>3</sup> dex	35	40		
4433	P <sup>2</sup> dex	26	30		
4958	P <sup>1</sup> sin	22	17		
4553	I <sup>1</sup> sin (weibl.?)	25	13		
4550	I <sup>1</sup> dex (weibl.?)	26	13		
4548	I <sup>1</sup> dex (weibl.?)	29	15		
5380	I <sup>1</sup> dex (weibl.?)	28	13		
4968	D <sup>4</sup> sin	36	34		
4969	D <sup>4</sup> sin	37	36,5		
4967	D <sup>3</sup> sin	33	33		
4961	D <sup>2</sup> dex	31	26		
4970	D <sup>2</sup> sin	27	27		
4963	D <sup>2</sup> sin	31	29		
4972	D <sup>2</sup> dex	28	28		
4964	D <sup>2</sup> dex	28	28		
4475	M <sub>3</sub> dex	38	26		
4479	M <sub>3</sub> sin	40	27		
4474	M <sub>3</sub> sin	39	25		
4476	M <sub>3</sub> dex	39	27		
4452	M <sub>2</sub> sin	37,5	26		
4448	M <sub>2</sub> sin	39	25		
4451	M <sub>2</sub> sin	36	24,4		
4472	M <sub>2/3</sub> ? sin	39	25		
4444	M <sub>1/2</sub> ? dex	40	26,5		
4450	M <sub>1/2</sub> ? dex	38	28		
4449	M <sub>1/2</sub> ? dex	39,5	26		
4456	M <sub>1</sub> ? sin	32,5	24		
4455	M <sub>1</sub> ? sin	31	24		
4419	P <sub>4</sub> sin	30	24		
4429	P <sub>3</sub> dex	29	22		
4446	P <sub>3</sub> dex	28	21		
4426	P <sub>3</sub> dex	28	20		
4445	P <sub>3</sub> sin	28	21		
4430	P <sub>2</sub> sin	26	18,5		
4428	P <sub>2</sub> sin	25	17		
4425	P <sub>2</sub> dex	26	17		
4454	P <sub>1</sub> sin	18	11		
4957	D <sub>3</sub> sin	35	19		
4954	D <sub>3</sub> dex	37	19		
4979	I <sub>2</sub> sin (weibl.?)	22	16		
4978	I <sub>2</sub> dex (weibl.?)	22	16		
4983	I <sub>2</sub> sin (männl.?)	24	17		
4980	I <sub>2</sub> dex (männl.?)	25	19		
4982	I <sub>2</sub> dex (männl.?)	24	18,5		
3068	I <sub>2</sub> dex (weibl.?)	23	18		
4977	I <sub>2</sub> dex (männl.?)	22	18		
4981	I <sub>2</sub> dex (männl.?)	23	17,5		

► Tab. 109: Maßangaben zu den bearbeiteten, isolierten Zähnen von *Lartetotherium sansaniense* aus Sandelzhausen.



BSP 1959 II	Zahn- position	Länge [mm]	Breite [mm]
4570	M <sub>3</sub> sin	40	27
	M <sub>2</sub> sin	42	28
	M <sub>1</sub> sin	40	26
	P <sub>4</sub> sin	32	27
	P <sub>3</sub> sin	30	25
	P <sub>2</sub> sin	26	16
	P <sub>1</sub> sin	19	12
4569	M <sub>3</sub> dex	40	25
	M <sub>2</sub> dex	36	24,5
	M <sub>1</sub> dex	36	24
	P <sub>4</sub> dex	32	25
	P <sub>3</sub> dex	28	21
	P <sub>2</sub> dex	23	16
	P <sub>1</sub> dex	18	12
412	M <sub>3</sub> sin	43	27
	M <sub>2</sub> sin	40	26
	M <sub>1</sub> sin	35	24
	P <sub>4</sub> sin	35	24
	P <sub>3</sub> sin	32	22
	P <sub>2</sub> sin	27	17

Tab. 110: Maßangaben der Einzelzähne innerhalb von Zahnreihen bei *Lartetotherium sansaniense* von Sandelzhausen.

BSP 1959 II	Zahnposition	BSP 1959 II	Zahnposition
4468	M3	4477	M3
4460	M3	4442	M2?
4459	M3	4438	M1?/P4
4483	M3	4438	P4
4463	M3	4431	P4
4467	M2	4420	P4
4440	P4	4439	P3/4?
4422	P4?	4441	P3/4?
4421	P3	4427	P3
4470	P3	4423	P3
4480	P3	4424	P2
4973	P2	4956	D4
4435	P2	4955	D3
4434	P2	4959	D2
4432	P2	4966	D2
4960	D4	4976	I2 (Geschlecht ?)
4962	D3	4974	I2 (Geschlecht ?)
4971	D2	4975	I2 (Geschlecht ?)
4482	M3?	4984	I2 (Geschlecht ?)

Tab. 111: Material-Liste der fragmentar vorliegenden Zähne von *Lartetotherium sansaniense* aus Sandelzhausen.

#### 4. ZUR ÖKOLOGIE DER SANDELZHAUSENER RHINOCEROTIDEN

Bezüglich der ökologischen Ansprüche der Arten äußert sich HEISSIG (1972: 74ff.; 1984: 70ff.). Er weist daraufhin, daß mehrere Verfahrensweisen möglich sind, um Rückschlüsse auf das ökologische Verhalten fossiler Formen zu ziehen. *Lartetotherium sansaniense* ist die einzige Art, die noch einen rezenten, nahen Verwandten – *Dicerorhinus sumatrensis* – besitzt. Die ökologischen Ansprüche des Sumatra-Nashorns können daher als Richtschnur dienen; die morphologischen Unterschiede der fossilen Art müssen jedoch mit einbezogen werden. Da *Prosantorhinus germanicus* und *Plesiaceratherium fablbuschi* keine rezenten Verwandten besitzen, bleibt zur Untersuchung der ökologischen Ansprüche für diese beiden Arten nur die Möglichkeit, sie mit denselben Arten an anderen Fundstellen

zu vergleichen, von denen bereits Vorstellungen zur Ökologie bestehen. Alle drei Arten besaßen brachydonte Backenzähne und waren somit laut HEISSIG nicht in der Lage, Steppengräser oder trockenes Buschwerk als Grundnahrung zu verwerten.

Die Molarisierung der Prämolaren bei *Plesiaceratherium fablbuschi* stellt eine modernere Entwicklung der sonst primitiven Art innerhalb der Aceratherini dar. Diese Molarisierung der Prämolaren findet sich laut HEISSIG vor allem bei unangepaßten Formen, wohingegen an trockene Klimate angepaßte Formen eine verzögerte Molarisierung der Prämolaren zeigen. Daher kann für *Plesiaceratherium fablbuschi* ein feuchter Lebensraum angenommen werden.

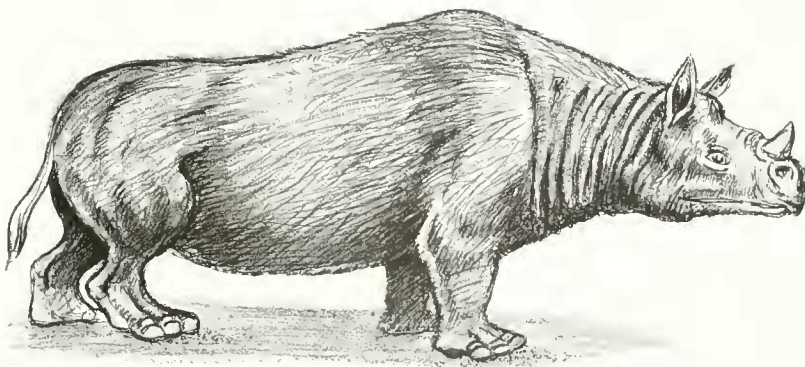


Abb. 87: Mögliches Erscheinungsbild von *Prosantorhinus germanicus* gezeichnet von HERMANN BECKER in Anlehnung an die Rekonstruktion der amerikanischen Gattung *Teleoceras* (in COX, DIXON, GARDINER & SAVAGE 1989). Die Gattung *Prosantorhinus* ist etwas näher mit *Teleoceras* verwandt, weshalb man für *Prosantorhinus* eine ähnliche Statur annimmt.

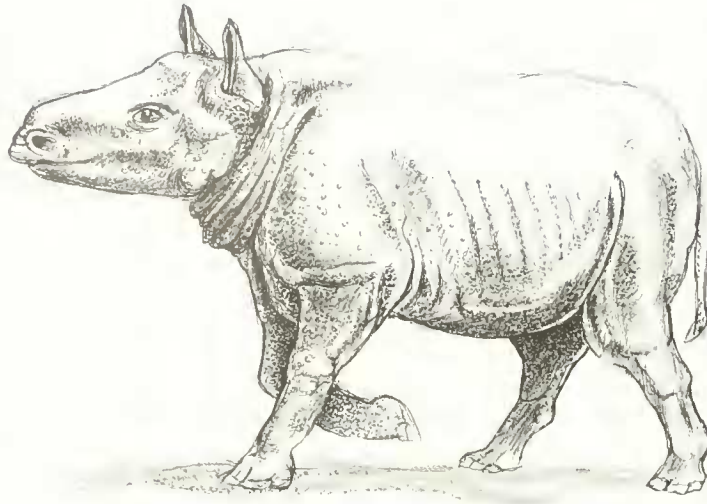


Abb. 88: So könnte *Pleistocerasium jablbuschi* ausgesehen haben; gezeichnet von HERMANN BECKER nach der Rekonstruktion des *Aceratherium meistrum* vom Howenegg von HANS LANZ.

Auch von *Prosantorhinus germanicus* wird vermutet, daß es sich um eine feuchtigkeitsliebende Form handelt, da die oberen Prämolaren eine Morphologie aufweisen, die auf saftige, weiche Nahrung hindeutet. HEISSIG führt an, daß das ursprünglich starke Innencingulum reduziert wird, die Molarisierung vollständig ist und sogar bis zur Divergenz der Joche führt. Eventuell weist auch die geringe Kronenhöhe der I<sup>1</sup> auf den geringen Widerstand hin, den die zu schneidende Nahrung bot.

Für die nie häufig vorkommende Art *Lartetotherium sansamense* wird eine noch breitere ökologische Anpassung vermutet. Ihre rezente verwandte Form, *Dicerorhinus sumatrensis*, ist ein Vertreter des tropischen Regenwaldes und steigt auch hoch in bewaldete Gebirgsregionen auf. Im Gegensatz zum Sumatra-Nashorn hat *Lartetotherium sansamense* eine niedrigere Zahnkrone und schlanke Extremitäten; diese primitiven Merkmale entsprechen dem geologischen Alter. Die völlige Reduktion des Innen- und Außencingulums und die weit

fortgeschrittene Molarisierung der oberen Prämolaren sind modernere Merkmale; primitivere und weniger bedeutende Merkmale stellen die deutliche Entwicklung der Protoconusfurchen und des Antecrochets an den oberen Molaren dar, sowie die vollständige Ausbildung der unteren Prämolaren mit mittellangem Paralophid; *Dicerorhinus sumatrensis* verhält sich in diesen Merkmalen moderner. *Lartetotherium sansamense*, die primitivste Art der Rhinocerotini, schließt sich eng an *Dicerorhinus sumatrensis* an, ist jedoch in den meisten Merkmalen primitiver, mit Ausnahme der Reduktion des hinteren Hornstuhles. *Dicerorhinus sumatrensis* besitzt ein verstärktes Nasenhorn und ein reduziertes Stirnhorn. Der Typuschädel von *Lartetotherium sansamense* zeigt ebenfalls zwei deutliche Hornansatzstellen, wohingegen die mittlerweile drei aus Sandelzhausen vorliegenden Schädel dieser Art nur auf ein nasales Horn hindeuten. Verstärkung und Reduktion der Hörner sind jedoch ökologisch bedeutungslos. Beachtung findet, daß die Fundstellen in den Braunkohlen der Steiermark

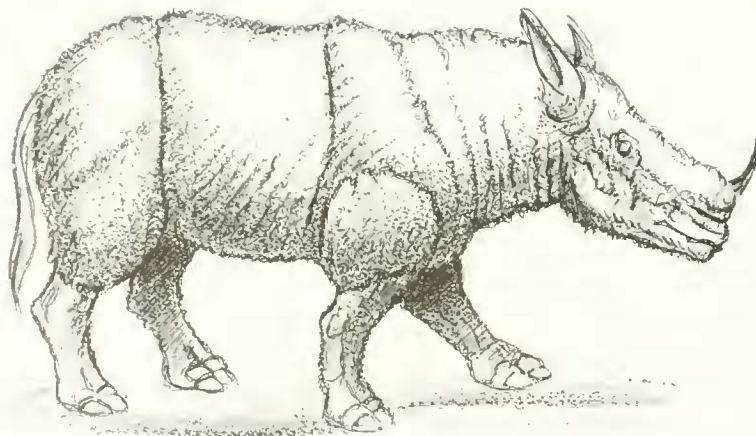


Abb. 89: Mögliches Erscheinungsbild von *Lartetotherium sansamense*, gezeichnet von HERMANN BECKER in Anlehnung an ein Sumatra-Nashorn (*Dicerorhinus sumatrensis*); das hintere Horn wurde jedoch weggelassen, da die Sandelzhausener Art - im Gegensatz zu *Lartetotherium sansamense* aus Sansan - nur ein Horn besaß. *Lartetotherium sansamense* ist die einzige der Sandelzhausener Nashorn-Arten, die noch einen rezenten Verwandten hat.

in Hoch- und Gebirgsregionen liegen, weshalb vermutet wird, daß *Lartetotherium sansaniense* die Lebensweise von *Diceros rhinus sumatrensis* gehabt haben könnte, d. h. in einem feuchten, bewaldeten und hügeligen Gelände lebte.

*Plesacatherium jablbuschi* und *Lartetotherium sansaniense* gehören zu den allochthonen, eingeschwemmten Fossilresten, die von Bewohnern lichter, nicht zu trockener, üppiger Laubwälder mit reichem buschigen Unterholz der weiteren Umgebung stammen (Ereineintrag). Für *Prosantorhinus germanus*

wird angenommen, daß die Art autochthon, d.h. vor Ort, gelebt hat. Die Frage, warum es gerade an dieser räumlich eng begrenzten Stelle in Sandelzhausen zu einer länger anhaltenden Konzentration von Wirbeltierresten kam mit einer so hohen Zahl von Nashörnern und Jungtieren, ist noch nicht vollständig geklärt. Es wird jedoch davon ausgegangen, daß die hydrodynamischen Gegebenheiten mit jahreszeitlichen Schwankungen eine Ablagerung von Fossilresten im Strömungsschatten einer größeren Kiesbank ermöglichten.

## DANK

Meinen verehrten Lehrern, Doktorvater Prof. Dr. V. FAHNBUSCH (Institut für Paläontologie und historische Geologie, München) sowie meinem „Doktorpaten“ Prof. Dr. K. HEISSIG (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, München) möchte ich für Ihr stetes Interesse und Ihre ständige Diskussionsbereitschaft während der Betreuung meiner Arbeit aufrichtig danken.

Meine Kolleginnen Frau Dr. U. GOHLICH (München) und Frau Dr. G. ROSSNER (Institut für Paläontologie und Historische Geologie, München) gaben hilfreiche Tips und standen zur Diskussion zur Verfügung.

Für die Betreuung während meiner Studienaufenthalte bedanke ich mich bei: Herrn Dr. B. ENGESSER (Naturhistorisches Museum, Basel), Herrn Dr. H. P. J. HEIZMANN und Herrn P. RIEDLE (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart), Mr. Prof. Dr. D. R. PROTHERO (Department of Geology, Occidental College, Los Angeles), Mr. J. P. ALEXANDER (Department of Vertebrate Paleontology, American Museum of Natural History, New York), Mr. Dr. F. HAASE (Department Biology, Bronx Community College of City University, New York), M. Prof. Dr. L. GINSBURG (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), M. F. CHEVRIER (Muséum des Sciences Naturelles, Orléans), M. J. L. POINTEAU (Muséum d'Histoire Naturelle, Blois), M. P. WATELET (Muséum d'Histoire Naturelle, Tours), Mlle C. SUDRE, M. Dr. E. DURANTHON, M. Dipl.-Géol. P. O. ANTOINE (Muséum d'Histoire Naturelle, Toulouse), M. Dr. C. GUIRIN, M. A. PRIEUR (Université Claude Bernard Lyon I, Centre des Sciences de la Terre, Villeurbanne), M. Dr. M. PHILLIPI, M. F. VIGOUROUX (Muséum Guimet d'Histoire Naturelle, Lyon).

Frau Dr. N. BAUERSTADT (München) half bei den abschließenden Inventarisierungsarbeiten, Herr G. BERGMAYER (Insti-

tut für Paläontologie und historische Geologie, München) fertigte die Fotografien an, Herr Dipl. Geol. H. W. FISCHER (Institut für Geowissenschaften LE, Paläontologie, Mainz) und Frau Dipl.-Biol. S. KORTENHAUS (Wiesbaden) gaben eine Einführung in die Zeichentechnik, Herr Dr. H. RICHTER und Herr R. BRANDENBURG (WIWEB, Wehrwissenschaftliches Institut für Werk-, Explosiv- und Betriebsstoffe, Erding) führten die Röntgenuntersuchungen an juvenilen Nashorn-Unterkiefern durch; die Antragstellung dazu übernahm Herr Dr. P. WEILNHOFER (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, München). Herr Prof. Dr. K. P. SEILER, Herr Dr. KRETFNER und Herr H. LANG (GSF Forschungszentrum, Institut für Hydrologie, Neuherberg, Oberschleißheim) führten Radioaktivitätsmessungen an Zahn- und Knochenmaterial durch. Herr Prof. WISSNER und Frau B. RAU (Tierpark Hellabrunn, München) ermöglichten eine intensive Beobachtung der indischen Panzernashörner bei der Nahrungsaufnahme.

Herr Dipl.-Kfm. WALTER SPOTZ sowie Frau KATRIN HOFER und Herr JONAS HOFER sahen das Manuskript durch. Herr HERMANN BECKER zeichnete die Rekonstruktionen der drei Nashornarten.

Dem Präparatoren-Team der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, München, danke ich für die langjährige Präparation des Nashorn-Materials aus Sandelzhausen und für die Anfertigung von Abgüssen.

Durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft wurde die finanzielle Unterstützung der Arbeit ermöglicht; Herr Prof. Dr. D. HERM (Institut für Paläontologie und Historische Geologie, München) stellte den Arbeitsplatz mit den erforderlichen Einrichtungen und Gerätschaften zur Verfügung.

## 5. LITERATUR

ABEL, O. (1910): Kritische Untersuchungen über die paläogenen Rhinocerotiden Europas. – Abh. k. k. geol. R.-A., 20: 1-52, Taf. 1-2; Wien.

ALBERDI, M. T., GINSBURG, L. & MORALES, J. (1981): Rhinocerotidae del yacimiento de los Vallés de Fuentidueña (Segovia). – Estud. Geol., 37: 439-465, Madrid.

ANTOINE, P. O. (1997): *Aegyrratherium beonensis* n. g. n. sp., nouvel élastothère (Mammalia, Rhinocerotidae) du gisement miocène (MN 4b) de Montréal-du-Gers (Gers, France). Position phylogénétique au sein des Elasmotheriini. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 204: 399-414, 1 Abb., 2 Tab., 3 Taf.; Stuttgart.

ANTOINE, P. O. & DURANTHON, E. (1997): Découverte de *Protacatherium minutum* (Mammalia, Rhinocerotidae) dans le gisement Orléanien (MN 4) de Montréal-du-Gers (Gers). – Ann. Paléont. (Vert.-Invert.), 83: 201-213, 3 Abb., 4 Tab.; Paris.

ANTOINE, M. T. & GINSBURG, L. (1983): Les rhinocerotidés du Miocène de Lisbonne. Systematique, ecologie, paleobiogeographie, valeur stratigraphique. – Ciências da Terra (UNL), 7: 17-98, 31 Abb., 16 Taf.; Lisboa.

BALEISSIO, R., BATTETA, J., DAVID, L. & MIJON, P. (1965): Mise au point sur *Aceratherium platyodon*, Mermier 1895. – Doc. Labor. Géol. Fac. Sci. Lyon, 9: 51-80, 1 Abb., 8 Taf.; Lyon.

- BLAINVILLE, H. M. D. de (1839-1864): Osteographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des mammifères récents et fossiles. – 1-4: 717 S., 4 Atlanten mit 323 Taf.; Paris (Baillière).
- BRANDI, J. F. (1878): Tentamen synopsis Rhinocerotidum viventium et fossilium. – Mem. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg, 7, 26 (5): 66 S.; St. Petersburg.
- BUTLER, P. M. (1952a): The milk-molars of Perissodactyla with remarks on molar occlusion. – Proc. zool. Soc., 121: 777-817, 16 Abb.; London.
- BUTLER, P. M. (1952b): Molarization of the premolars in the Perissodactyla. – Proc. zool. Soc., 121: 819-837, 93 Abb.; London.
- CERDEÑO, E. (1986): El esqueleto postcranial de *Lartetotherium sansanensis* (Mammalia, Rhinocerotidae). – Estudios geol., 42: 197-209, 6 Abb., 6 Tab., 2 Taf.; Madrid.
- (1989): Revisión de la sistemática de los Rhinocerotos del Neógeno de España. – Coll. Tes. Doct. Univ. Complud., 326/89: 429 S., 17 Abb., 64 Tab., 51 Taf.; Madrid.
- (1992): Spanish Neogene rhinoceroses. – Palaeontology, 35: 297-308, 3 Tab.; London.
- (1993): Etude sur *Diaceratherium aurelianense* et *Brachypotherium brachypus* (Rhinocerotidae, Mammalia) du Miocène Moyen de France. – Bull. Mus. nat. Hist. nat., 4, C 15 (1-4): 25-77, 3 Abb., 9 Tab., 6 Taf.; Paris.
- (1995): Cladistic Analysis of the Family Rhinocerotidae (Perissodactyla). – Amer. Mus. Novitates, 3143: 25 S., 2 Abb., 5 Tab.; New York.
- (1996a): *Prosantorhinus*, the small teleoceratine rhinocerotid from the Miocene of Western Europe. – Geobios, 29: 111-124, 5 Abb., 6 Tab., 3 Taf.; Villeurbanne.
- (1996b): *Lartetotherium* (Rhinocerotidae) en la fauna con *Hispantotherium* del mioceno medio de La Retama, Cuenca, España. – Rev. Esp. Paleont., 11 (2), 193-197, 1 Taf.; Madrid.
- (1997): Rhinocerotidae from the Turolian site of Dorn-Dürkheim 1 (Germany). – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 197: 187-203, 3 Abb., 17 Tab., 2 Taf.; Frankfurt a.M.
- CERDEÑO, E. & ALCALA, I. (1989): *Aceratherium alfambrense* n. sp., nuevo rhinocerotido del vallesiense superior de Teruel (España). – Rev. Esp. Paleont., 4: 39-51, 7 Abb., 4 Tab., 2 Taf.; Madrid.
- CERDEÑO, E. & NIETO, M. (1995): Changes in Western European Rhinocerotidae related to climatic variations. – Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol., 114: 325-338, 8 Abb.; Amsterdam.
- COPE, E. D. (1887): On the Trituberculate Type of Molar Tooth in the Mammalia. – In: The Origin of the Fittest, 13: 359-362, 2 Abb.; New York (Appleton).
- COX, B., DIXON, D., GARDINER, B. & SWAGE, R. J. G. (1989): Dinosaurier und andere Tiere der Vorzeit. Die große Enzyklopadie der prahistorischen Tierwelt. – 312 S.; München (Mosaik).
- CROUZIL, E. (1957): Le miocène continental du bassin d'Aquitaine. – Bull. Serv. Carte Géol. France, 54 (248): 265 S.; Paris et Liège.
- CRUSALONTI, M., VILLALBA, J. F. de & TRYLOIS, Y. J. (1955): El Burdigaliense continental de la Cuenca del Vallés-Penedés. – Mem. Comm. Inst. Geol. Diput. Prov. Barcelona, 12: 1-272, 55 Abb., 11 Taf.; Barcelona.
- CUMBER, C. (1834): Recherches sur les ossements fossiles. – 4. Aufl., Bd. 3: 1-435, Atlas 1, Taf. 1-94; Paris (d'Ocagne).
- DEFA, Y. & HISSIG, K. (1986): Revision and Autopodial Morphology of the Chinese-European Rhinocerotid Genus *Plesiaceratherium* YOUNG, 1937. – Zitteliana, 14: 81-110, 25 Abb., 23 Tab.; München.
- DEFA, Y. (1983): Über die Klassifikation und Morphologie des Schädels von *Plesiaceratherium*. – Vertebrata Palasiatica, 21: 134-143, 3 Abb.; Peking.
- DEPERI, C. (1895a): Résultats des fouilles paléontologiques dans le Miocène supérieur de la colline de Montredon. – C. R. Acad. Sci., 121: 432-434; Paris.
- (1895b): Fouilles paléontologiques dans le Miocène supérieur de la colline de Montredon, près Bize (Aude). – Assoc. Fr. Av. Sci. Congr.: 1-13, 3 Abb.; Bordeaux.
- DIETRICH, W. O. (1945): Nashornreste aus dem Quartar Deutsch-Ostafrikas. – Palaeontographica, A 96: 45-90, 1 Abb., Taf. 13-19; Stuttgart.
- DUVIRNOY, M. (1853): Nouvelles études sur les Rhinoceros fossiles. – C. R. Se. Acad. Sci., 36 (1): 10 S.; Paris.
- (1855): Des espèces de Rhinoceros fossiles... – C. R. Se. Acad. Sci., 36 (2): 1-56, 8 Taf.; Paris.
- FAHRBUSCH, V. (1976): 8. Die obermiozäne Wirbeltierfundstelle Sandelzhausen. – Zbl. Geol. Paläont., 2 (5/6): 255-261, 4 Abb.; Stuttgart.
- FAHRBUSCH, V. & GALL, H. (1970): Die obermiozäne Fossilagerstätte Sandelzhausen. 1. Entdeckung, Geologie, Faunenübersicht und Grabungsbericht für 1969. – Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol., 10: 365-396, 9 Abb., 1 Taf.; München.
- FAHRBUSCH, V., GALL, H. & SCHMIDT-KITTLER, N. (1974): Die Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 10. Die Grabungen 1970-73, Beiträge zur Sedimentologie und Fauna. – Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol., 14: 103-128, 4 Abb.; München.
- FAHRBUSCH, V. & LIEBRICH, R. (1996): Hasenhirsch und Hundebär – Chronik der tertiären Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen bei Mainburg. – 40 S., 43 Abb.; München (Pfeil).
- FILHOL, H. (1891): Etudes sur les mammifères fossiles de Sansan. – Ann. Soc. Géol., 21: 1-319 S., 46 Taf.; Paris.
- FRAAS, O. (1870): Die Fauna von Steinheim. – 54 S., 11 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).
- GERAADS, D. (1988): Révision des Rhinocerotinae (Mammalia) du Turolien de Pikermi. Comparaison avec les formes voisines. – Ann. Paleont. (Vert.-Invert.), 74: 13-41, 8 Abb., 3 Tab., 2 Taf.; Paris.
- GINSBURG, L. (1974): Les Rhinocerotidés du Miocène de Sansan (Gers). – C. R. Acad. Sci., D 278: 597-600, 1 Abb.; Paris.
- (1990): The faunas and stratigraphical subdivisions of the Orléanien in the Loire Basin (France). – In: LINDSAY, E. H., FAHRBUSCH, V. & MEIN, P. (eds.): European Neogene Mammal Chronology. – NATO ASI Series, 380: 157-175, 1 Abb., 3 Tab.; New York, London (Plenum Press).
- GINSBURG, L. & BULOCH, C. (1984): Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène de Bezian à La Romieu (Gers). – Bull. Mus. nat. Hist. nat., 4, C 6: 353-377; Paris.
- GINSBURG, L. & GUERIN, C. (1979): Sur l'origine et l'extension stratigraphique du petit Rhinocerotidé miocène *Aceratherium (Alicornops) smorrense* (LARTIT 1851) n. subg. – C. R. somm. Soc. Géol. France, 3: 114-116, 1 Abb.; Paris.
- GINSBURG, L. & HISSIG, K. (1989): *Hoploaceratherium*, a new generic name for „*Aceratherium*“ *tetractylum*. – In: PROFFERO, D. R. & SCHUCH, R. M. (eds.): The Evolution of Perissodactyls, 15: 418-421, 1 Abb., 1 Tab.; New York, Oxford (Clarendon Press, Oxford University Press).
- GINSBURG, L., HUIN, J. & LOCHER, J. P. (1981): Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur des Beilleux à Savigne-sur-Lathan (Indre-et-Loire). – Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris, 4, C 3: 345-361, 25 Abb.; Paris.

- GINSBURG, L. & ANTUNES, M. T. (1979): Les Rhinocerotides du Miocène inférieur et moyen de Lisbonne (Portugal). Succession stratigraphique et incidences paléogéographiques. – C. R. Acad. Sci., D 288: 493-495; Paris.
- GINSBURG, L., MAUBERT, F. & ANTUNES, M. T. (1987): Découverte d'*Hispanotherium* et de *Gaïndatherium* (Rhinocerotidae, Mammalia) dans le Miocène de France. – Bull. Mus. nat. Hist. nat., 4, C 9: 303-311, 6 Abb., 1 Taf.; Paris.
- GREGOR, J. (1969): Geologische Untersuchungen im Südost-Viertel des Blattes Mainburg 7336 (Niederbayern). – Unveröff. Dipl.-Arbeit, 1-60, 28 Abb., 1 Profiltaf., 1 geol. K.; Univ. München.
- GROVIS, C.P. (1983): Phylogeny of the living species of *Rhinoceros*. – Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionforschung, 21 (4): 293-313; Hamburg.
- GUÉGIN, C. (1980): Les Rhinoceros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal du Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. – Doc. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon, 79 (1, 2, 3): 1185 S., 115 Abb., 161 Tab., 21 Taf.; Lyon.
- (1988): Contributions à l'étude du gisement Miocène supérieur de Montredon (Hérault). Les grands mammifères. 6. Les Perissodactyles. Rhinocerotidae. – Palaeovertebrata, Mém. Extraordinaire: 97-134, 10 Abb., 40 Tab., 1 Taf.; Montpellier.
- (1989): La famille des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla): systématique, histoire, évolution, paléocologie. – Cranium, 2: 3-14; Utrecht.
- HEISSIG, K. (1969): Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim bei Ingolstadt in Bayern und ihre phylogenetische Stellung. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math. Nat.-wiss. Kl., N. F., 138: 1-133, 34 Abb., 24 Tab., 5 Taf.; München.
- (1972a): Palaontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 5. Rhinocerotidae (Mamm.) aus den unteren und mittleren Siwalik-Schichten. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math. Nat.-wiss. Kl., N.F. 152: 1-112, 3 Abb., 41 Tab., 25 Taf.; München.
- (1972b): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 5. Rhinocerotidae (Mammalia), Systematik und Ökologie. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 12: 57-81, 1 Abb., 2 Tab., 1 Taf.; München.
- (1973): Die Unterfamilien und Tribus der rezenten und fossilen Rhinocerotidae (Mammalia). – Säugetierkundliche Mitteilungen, 21 (1): 25-30, München.
- (1974): *Prosantorhinus* pro *Brachypodella* HEISSIG 1972 (Rhinocerotidae, Mammalia) (= non *Brachypodella* BECK 1837 [Gastropoda]). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 14: 37; München.
- (1976): Rhinocerotidae (Mammalia) aus der Anchitherium-Fauna Anatoliens. – Geol. Jb., B 19: 3-121, 40 Abb., 24 Tab., 5 Taf.; Hannover.
- (1984): Nashornverwandte (Rhinocerotidae) aus der Oberen Süßwassermolasse und ihre Bedeutung für deren Lokalstratigraphie. – Heimatl. Schr.-R. Landk. Günzburg, 2: 62-74, 3 Abb., 3 Taf.; Günzburg.
- (1989): The Rhinocerotidae. – In: PROTHERO, D. R. & SCHUCH, R. M. (eds.): The Evolution of Perissodactyls: 399-417, 3 Abb., 1 Tab.; New York, Oxford (Clarendon Press, Oxford University Press).
- (1996): Ein Schädel von *Hoploaceratherium* aus dem Obermiozän Bayerns. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 36: 145-155, 2 Taf.; München.
- (1997): Mammal faunas intermediate between the reference faunas of MN 4 and MN 6 from the upper freshwater molasse of Bavaria. – In: Actes du Congrès Biochrom '97, J.-P. AGUILAR, S. LEGENDRE & J. MICHAUX (eds.), Mém. Trav. E. P. H. E., Inst. Montpellier, 21: 537-546, 3 Tab.; Montpellier.
- HEIZMANN, E. (1973): Die tertiären Wirbeltiere des Steinheimer Beckens, Teil V. Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. – Palaeontographica Suppl., B 8, (5): 1-95; Stuttgart.
- (1984): *Deinotherium* im Unter-Miozän von Langenau und seine Bedeutung für die Untergliederung der Molasse. – Heimatl. Schr.-R. Landk. Günzburg, 2: 36-39, Abb. 133-136 auf S. 123-125; Günzburg.
- HEIZMANN, E., GINSBURG, L., & BUILOT, C. (1980): *Prosansanosmilus peregrinus*, ein neuer machairodontider Felide aus dem Miozän Deutschlands und Frankreichs. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B 58: 1-27, 7 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; Stuttgart.
- HIRMANN, R. (1913): Die Rhinocerosarten des westpreußischen Diluviums. Morphologisch-anatomische und biologische Untersuchungen - Schr. Naturforsch. Ges. Danzig, N. F., 13 (3-4): 108-174, 21 Abb., 4 Tab., 2 Taf.; Danzig.
- HERNANDEZ-PACHECO, E. (1914): Los Vertebrados Terrestres del Mioceno de la Peninsula Iberica. – Publicada Real Sociedad Española Historia Natural, 9 (4a): 443-488, 6 Abb.; Madrid.
- HEROLD, R., & IBRAHIM, A. H. (1972): Die Fossilagerstätte Sandelzhausen. 7. Über die Einregelung der Fossilien. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Palaont. hist. Geol., 12: 125-135, 2 Abb., 3 Tab.; München.
- HOEMANN, A. (1893): Die Fauna von Goriach. – Abh. k.k. geol. R.-A., 15: 87 S., 17 Taf.; Wien.
- HOEIJER, D. A. (1966): Fossil mammals of Africa. No. 21: Miocene rhinoceroses of East Africa. – Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Geol., 13 (2): 117-190, 51 Tab., 15 Taf.; London.
- HÜNFERMANN, K. A. (1968): Die Suidae (Artiodactyla, Mammalia) aus den Dinotheriensanden (Unterpliozän = Pont) Rheinhessens, SW-Deutschland. – Schweiz Paläont. Abhandl., 86: 1-96, 68 Abb., 1 Taf., 19 Abb.; Basel.
- (1982): Rekonstruktion des *Aceratherium* (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) aus dem Jungtertiär vom Höwenegg/Hegau (Baden-Württemberg, BRD). – Z. geol. Wiss., 10: 929-942, 11 Abb.; Berlin.
- (1989): Die Nashorn-Skelette (*Aceratherium incisvum* KAUP 1832) aus dem Jungtertiär vom Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland). – Andrias, 6: 128 S., 96 Abb., 38 Tab., 7 Taf.; Karlsruhe.
- JÄGER, G. E. (1835): Über die fossilen Säugethiere, welche in Württemberg aufgefunden worden sind. – I: 1-70, 9 Taf.; Stuttgart (Erlhard).
- KAFKA, J. (1913): Rezente und fossile Huftiere Böhmens, I. Abtheilung. – Arch. nat. Landesforsch. Böhmen, 14 (5): 1-85, 67 Abb.; Prag.
- KAUP, J. J. (1832a): Ueber *Rhinoceros incisvum* Cuv. und eine neue Art, *Rhinoceros Schleiermacheri*. – Isis von Oken, 1832 (8): 898-904, [Taf. 18, Fig. 1, 2 fehlt, ist jedoch enthalten in KAUP 1832b (Atlas): Taf. 10, Abb. 1, 2]; Leipzig.
- (1832b): Atlas contenant les Ossements fossiles de Mammifères. – Taf. 10-15; Darmstadt (Heyer).
- (1834): Description d'Ossements fossiles des Mammifères inconnus jusqu'à présent, qui se trouvent au Museum grand-ducal de Darmstadt, 3: 33-64; Darmstadt (Heyer).
- (1854): Beiträge zur näheren Kenntniss der urweltlichen Säugethiere. – VIII+1-32, 10 Taf.; Darmstadt (Leske).

- LAFITE (1848): [Briefl. Mitt.] In: LAURILLARD, H.; OPIGNY, C. DE (1842-1849): Dictionnaire universel d'histoire naturelle, 11, 99-102, Paris (Renard, Martinet & Cie.).
- (1851): Notice sur la colline de Sansan... - Annuaire Dept. Gers, 45 S.; Auch (J.A. Portes).
- LINDSAY, F. H., FAHLBUSCH, V., & MEIN, P. (1989): European Neogene Mammal Chronology. - NATO ASI Series, A 180: 658 S., 179 Abb., 50 Tab., 3 Taf.; New York, London (Plenum Press).
- LORENZ, R. J. (1992): Grundbegriffe der Biometrie. - 241 S., 65 Abb., 60 Tab., 11 Taf.; Stuttgart, Jena, New York (G. Fischer).
- MAYEY, I. (1908): Etude des Mammifères miocènes des Sables de l'Orléanais et des Faluns de la Touraine. - Ann. Univ. Lyon, N.S., 24: 1-336, 100 Abb., 12 Taf.; Lyon.
- MIRAMIR, F. (1895): Sur la découverte d'une nouvelle espèce d'*Acerotherium* dans la Molasse burdigalienne du Royans. - Ann. Soc. Linn. Lyon, 42: 1-31, 2 Abb., 1 Taf.; Lyon.
- MIRAMIR, F. (1896a): Nouvelles observations sur l'*Acerotherium platyodon* du Burdigalien supérieur du Royans (Drome). - Ann. Soc. Linn. Lyon, 43: 4 S.; Lyon.
- (1896b): Etude complémentaire sur l'*Acerotherium platyodon* de la Molasse burdigalienne supérieure des environs de Saint-Nazaire en Royans (Drome). - Ann. Soc. Linn. Lyon, 43: 1-18, 1 Tab., 2 Taf.; Lyon.
- MEYER, H. V. (1834): Die fossilen Zähne und Knochen und ihre Ablagerungen in der Gegend von Georgensgmund in Bayern. - 130 S., 14 Taf.; Frankfurt a.M. (Sauerländer).
- MOJIL, M. (1970): Die jungtertiären Säugetierfaunen der Steiermark, Südosterreich. - Mitt. Mus. Bergbau, Geol. u. Technik, 31: 1-92, 7 Taf., 3 Abb.; Graz.
- ORIGNY, C. DE (1842-1849): Dictionnaire Universel d'Histoire Naturelle. - 1-13, 3 Atl.; Paris.
- OSBORN, H. E. (1888): The Evolution of the Mammalian Molars to and from the Tritubercular Type. - Amer. Naturalist, 22: 1067-1079, 3 Abb., 1 Tab.; New York (Green Printer).
- (1898): The extinct Rhinoceroses. - Mem. Amer. Mus. Natur. Hist., 1: 75-164, 49 Abb., Taf. 12A-20; New York.
- (1900): Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe. - Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 13: 229-267, 19 Abb., 1 Tab.; New York.
- PETERS, K. E. (1870): Zur Kenntnis der Wirbelthiere aus den Miocenschichten von Eibiswald in Steiermark. III *Rhinoceros, Anchitherium*. - Denkschr. k. Akad. Wiss., math. naturwiss. Kl., 30: 29-49, 3 Taf.; Wien.
- PROTHIRO, D. R. & SCHUCH, R. M. (1989): The origin and evolution of the perissodactyls: summary and synthesis. - In: PROTHIRO, D. R. & SCHUCH, R. M. (eds.): The evolution of perissodactyls: 504-529, 2 Abb.; New York, Oxford (Clarendon Press, Oxford University Press).
- PROTHIRO, D. R., GLENN, C. & MANNING, F. (1989): The history of the Rhinocerotoidae. - In: PROTHIRO, D. R. & SCHUCH, R. M. (eds.): The evolution of perissodactyls: 321-340, 3 Abb.; New York, Oxford (Clarendon Press, Oxford University Press).
- ROBER, O. (1898): Wirbelthierreste aus dem Miothierensande der bayerisch-schwabischen Hochebene. - Ber. Naturwiss. Ver. Schwaben Neuburg, 33: 1-46, 3 Taf.; Augsburg.
- (1900): Ueber *Rhinoceros Goldfussi* KAUPE und die anderen gleichzeitigen Rhinocerosarten. - Ber. Naturwiss. Ver. Schwaben Neuburg, 34: 1-52, 2 Taf.; Augsburg.
- ROBERT, J. (1927): Le Neogene continental dans la Basse Vallée du Tage (Rive droite). I. Paleontologie. - Comm. Serv. Geol. Portugal, 4: 1-88, 7 Abb., Taf. 1-5; Lisbon.
- (1910): Sur les Rhinocérides de l'Oligocène d'Europe et leur filiation. - C. R. Acad. Sci., 150 (Juin 1910): 1558-1560; Paris.
- (1912): Les Rhinocéridés de l'Oligocène d'Europe. - Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, 11: 1-92, 21 Abb., 9 Taf.;
- (1914): Sur les Rhinocérides du bassin de Mayence. - C. R. Acad. Sci., 158: 1224-1226; Paris.
- (1924): Contribution à l'étude de la faune des Mammifères des Littorinenkalk du bassin de Mayence. - Trav. Lab. Géol. Lyon, 7: 1-54, 25 Abb., 5 Taf.; Lyon.
- ROMAN, F. & VIRIET, J. (1934): La faune de mammifères du Burdigalien de La Romieu (Gers). - Mem. Soc. Geol. France, N. S., 21: 67 S., 25 Abb., 1 Tab., 12 Taf.; Paris.
- SACHS, L. (1984): Angewandte Statistik. - 6. Aufl.: 133 S.; Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo (Springer).
- SCOTT, W. B. (1892): The evolution of the premolar teeth in the mammals. - Proc. Acad. Nat. Sci., N.S., 3: 405-444, 8 Abb.; Philadelphia.
- SPIELMANN, F. (1969): Neue Rhinocerotiden aus den oligozänen Sanden des Linzer Beckens. - Jb. Oberösterreich. Musealver., 114: 201-254, 16 Abb., Taf. 15-22; Linz.
- STIEHLIN, H. G. & HEIBING, H. (1925): Catalogue des ossements de Mammifères Tertiaires de la Collection Bourgeois. - Bull. Soc. Hist. Nat. Anthropol. Loir-et-Cher, 18: 77-277, 31 Abb.; Blois.
- TLEPPNER, W. (1915): Ein Beitrag zur Kenntnis der neogenen Rhinocerotiden der Steiermark. - Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark, 51: 28 S., 2 Taf.; Graz.
- THIENUS, E. (1951): Die Rhinocerotiden (Mammalia) des Wiener Jungtertiärs (vorl. Mitt.). - Anz. Österr. Akad. Wiss., math. naturwiss. Kl., 13: 343-347; Wien.
- THIENUS, E. & HOFFER, H. (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere. - 322 S., 53 Abb., 2 Tab.; Berlin (Springer).
- TOBIN, H. (1968): Typen und Genese tertiärer Säugerlagerstätten. - Eclogae geol. Helv., 61: 549-575; Basel.
- TOLTA, E. (1906): Das Gebiss und Reste der Nasenbeine von *Rhinoceros (Ceratobmus OSBORN) hundsheimensis*. - Abh. k. k. Geol. Reichsanst., 20 (2): 1-38, 6 Abb., 2 Taf.; Wien.
- VANDEBROEK, G. (1961a): The evolution of lower and non specialized mammals. - International Colloquium of the Evolution of Mammals. - Koninkl. Vlaam. Acad. Wetensch. Lett. Sch. Kunsten België, 2: 1-181, Taf. 1-44; Brussel.
- (1961b): The comparative anatomy of the teeth of lower and non specialized mammals. - International Colloquium of the Evolution of Mammals. - Koninkl. Vlaam. Acad. Wetensch. Lett. Sch. Kunsten België, 1: 215-320, Abb. 1-39; Brussel.
- VIRIET, J. (1951): Catalogue Critique de la Faune des Mammifères Miocènes de la Grive Saint-Alban (Isère). - Nouv. Archives Mus., 3: 1-102, 23 Abb.; Lyon.
- WANG, K. M. (1928): Die obermiozänen Rhinocerotiden von Bayern. - Paläont. Z., 10: 184-212, 3 Abb., 4 Taf.; Berlin.
- (1929): Die fossilen Rhinocerotiden des Wiener Beckens. - Mem. Inst. Geol. Nat. Res. Inst. China, 7: 7 S., 3 Taf.; Shanghai.
- WOOD, E. H. (1927): Some early Tertiary Rhinoceroses and Hyracodonts. - Bull. Amer. Paleont., 13: 165-265, 7 Tab., 7 Taf.; Ithaca, New York.
- YOUNG, C. C. (1937): On a Miocene Mammalian Fauna from Shantung. - Bull. Geol. Soc. China, 17: 209-245, 17 Abb., 3 Taf.; Nanking.
- ZBYNSZEWSKI, G. (1949): Les Vertébrés du Burdigalien supérieur de Fribonne. - Mem. Serv. Geol. Portugal, 1: 77, 22 Taf.; Lisboa.
- ZDARSKY, A. (1909): Die miozäne Säugetierfauna von Leoben. - Jb. k. k. geol. R. A., 59: 246-288, 1 Abb., 20 Tab., 3 Taf.; Wien.